

**UNIVERSIDAD COMPLUTENSE DE MADRID**  
**FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
**DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA VEGETAL, I**



ESTUDIOS BIOSISTEMÁTICOS EN EL GÉNERO *SAXIFRAGA*:

SERIE *CERATOPHYLLAE* (S.L.)

TESIS DOCTORAL

PABLO VARGAS

Tutora

Director

A handwritten signature in dark ink, appearing to read "Margarita Costa Tenorio", enclosed within a hand-drawn oval.

A handwritten signature in dark ink, appearing to read "Gonzalo Nieto Feliner", with a horizontal line underneath.

Margarita Costa Tenorio

Gonzalo Nieto Feliner

MADRID, 1994

## INDICE TEMATICO

Capítulo 1. INTRODUCCION .....	1
1.1    Introducción al género <i>Saxifraga</i> L. ....	1
1.2    Introducción a la serie <i>Ceratophyllae</i> (Haw.) S.Pawl. ....	5
1.3    Objetivos generales de la memoria doctoral .....	8
Capítulo 2. MORFOLOGIA .....	9
2.1    Antecedentes y objetivos .....	9
2.2    Materiales y métodos .....	10
2.3    Resultados .....	14
2.4    Discusión .....	25
2.3    Conclusiones .....	29
Capítulo 3. CARIOLOGIA .....	33
3.1    Antecedentes y objetivos .....	33
3.2    Materiales y métodos .....	34
3.3    Resultados .....	37
3.4    Discusión general .....	42
3.5    Conclusiones .....	46
Capítulo 4. QUIMICA .....	47
4.1    Antecedentes y objetivos .....	47
4.2    Materiales y métodos .....	49
4.3    Resultados .....	54
4.4    Discusión .....	69
4.5    Conclusiones .....	74
Capítulo 5. BIOLOGIA DE LA REPRODUCCION .....	85
5.1    Antecedentes y objetivos .....	85
5.2    Materiales y métodos .....	88
5.3    Resultados .....	93
5.4    Discusión .....	106
5.5    Conclusiones .....	109
Capítulo 6. HIBRIDACION EXPERIMENTAL .....	111
6.1    Antecedentes y objetivos .....	111
6.2    Materiales y métodos .....	115
6.3    Resultados .....	117
6.4    Discusión .....	130
6.5    Conclusiones .....	134
Capítulo 7. TRATAMIENTO TAXONOMICO .....	135
7.1    Antecedentes y objetivos .....	135
7.2    Materiales y métodos .....	136
7.3    Resultados y discusión .....	137
7.4    Conclusiones .....	221
Capítulo 8. ANALISIS FILOGENETICO Y CONCLUSIONES GENERALES .....	223
8.1    Análisis filogenético .....	223
8.2    Conclusiones generales .....	233
Capítulo 9. REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS .....	235

## CAPITULO 1 INTRODUCCION

### Índice del capítulo

1.1. Introducción al género <i>Saxifraga</i> L. ....	1
1.1.1. Generalidades .....	1
1.1.2. Diversificación morfológica .....	1
1.1.3. Cariología .....	3
1.1.4. Origen y evolución .....	3
1.1.5. Antecedentes para la Península Ibérica .....	4
1.2. Introducción a la serie <i>Ceratophyllae</i> (Haw.) S.Pawl. ....	5
1.2.1. Antecedentes .....	5
1.2.2. Características generales .....	5
1.3. Objetivos generales de la memoria doctoral .....	8

### 1.1. INTRODUCCION AL GENERO SAXIFRAGA L.

#### 1.1.1. Generalidades

El nombre *Saxifraga* fue tomado por Linneo del latín (*saxi*= roca, *fragare*= quebrar, romper) debido a que muchas de sus especies medran en roquedos. El género *Saxifraga* L. comprende unas 500 especies, por lo que se trata del género más diversificado dentro de la familia. Su distribución es predominantemente holártica, aunque se han encontrado algunas especies en Etiopía, Tailandia y a lo largo de los Andes —desde Ecuador a Tierra de Fuego—. Para el continente europeo se han estimado recientemente unas 123 especies (WEBB in TUTIN & AL. 1993: 437–458), de las cuales 54 se encuentran en la Península Ibérica, según nuestros datos.

Los medios ecológicos en donde viven son diversos, desde bosques a roquedos, así como prados, turberas, ríos, lagunas, etc. El tipo de sustrato juega un papel de suma importancia para el crecimiento de numerosas especies, muchas de ellas son exclusivamente basófilas o acidófilas. De las 54 especies que crecen en la Península Ibérica aproximadamente la mitad de ellas son estricta o preferentemente basófilas, mientras que el resto son acidófilas o indiferentes al sustrato.

Dentro de la familia *Saxifragaceae* se incluyeron antiguamente numerosos géneros (*Ribes*, *Parnassia*, *Escallonia*) que hoy en día suelen separarse en familias independientes. Aun con ello, la familia cuenta con al menos 28 géneros, que son los integrantes de la antigua subfamilia *Saxifragoidea*. Actualmente, en la familia se distinguen dos grupos: uno compuesto por 9 géneros cuyas especies poseen placentación parietal e inflorescencia racemosa, y otro compuesto por 19 géneros —al que pertenece *Saxifraga*— cuyas especies presentan placentación central e inflorescencia cimosa. De todos ellos, los géneros más próximos a *Saxifraga* son *Bergenia*, *Darmera*, *Leptarrhena* y *Peltoboykinia*.

#### 1.1.2. Diversificación morfológica

Tanto la **estructura floral** como el tipo de fruto son más bien constantes para todas las especies del género. La flor generalmente es de tipo actinomorfo y consta de 5 pétalos, 5 sépalos, 10 estambres agrupados en 2 verticilos (oposisépalos y oposipétalos) y 2 carpelos más o menos soldados. Aunque en general el carácter súpero o ínfero del ovario es constante dentro de cada subsección, en ciertos grupos puede variar. El ovario súpero está relacionado con

carpelos más o menos libres y el ínfero o semiínfero con carpelos soldados en toda o casi toda su longitud, a excepción de los largos estilos. Alrededor del ovario se dispone un disco nectarífero, que en el caso de las flores con ovario ínfero o semiínfero rodea a los estilos.

Los **pétalos** suelen ser grandes, de colores vistosos —debido a la polinización predominantemente entomófila—, y con frecuencia característicos para ciertas secciones: en *Ciliatae* suelen ser amarillos, en *Saxifraga* blancos, en *Gymnopera* presentan manchas puntiformes rojas y amarillas.

El **polen** es de tipo tricolpado, y está reunido en tecas cuya dehiscencia es longitudinal en diversas secciones —incluida *Saxifraga*—, además en las secciones *Cotylea*, *Odontophyllae*, *Trachyphyllum*, *Gymnopera*, *Mesogyne*, y algunas especies de *Ciliatae* y *Cymbalaria*, se levantan hacia arriba alejándose del filamento. Asimismo, el tipo de polen es característico de cada sección y su ornamentación se corresponde a 4 tipos principales: reticulado, granular, finamente estriado y ampliamente estriado.

El **fruto** es una cápsula con dehiscencia longitudinal —en las especies con los carpelos libres—, o con una corta dehiscencia apical —en las especies con ovario semiínfero—, que es aún más pequeña en las especies con ovario ínfero.

Los **óvulos** son anátropos, y poseen dos integumentos —a excepción de las especies de la sección *Micranthes*—. Las semillas son pequeñas (menores de 2 mm) y oblongas; su superficie puede ser lisa o presentar 3 tipos de ornamentación: macropapilas, micropapilas y tubérculos, si bien en ocasiones las papilas se desarrollan dentro de una amplia gama de longitudes.

El **hábito** corresponde a plantas generalmente perennes de tipo camefítico. No obstante, ciertas especies presentan hábitos característicos en relación a su

biótipo. Mientras que alguna especie es anual o bienal (*S. tridactylites* L. y *S. adscendens* L., respectivamente), otras —pertenecientes a la subsección *Saxifraga*— son geófitos, pues presentan únicamente bulbillos cuando se encuentran en periodos desfavorables. Otro caso extremo es el de la monocarpia de *S. longifolia* Lapeyr., la cual desarrolla una única roseta durante todo su ciclo biológico.

Las **hojas** van desde simples a ternadas, aunque con mayor frecuencia presentan láminas enteras y lobuladas.

La filotaxia es helicoidal, si bien en las secciones *Opositifoliae* y *Cymbalaria* se modifica apareciendo entonces hojas en disposición opuesta.

Los estomas carecen en todos los casos de células subsidiarias o accesorias (estomas anomocíticos), pero el tipo de formación proporciona un carácter taxonómico. En las secciones *Micranthes*, *Irregulares*, *Gymnopera*, *Mesogyne*, *Cotylea*, *Cymbalaria*, y las subsecciones *Tridactylites* y *Saxifraga* —ambas pertenecientes a la sección *Saxifraga*—, los estomas aparecen dispersos pues se desarrollan irregularmente sobre el envés foliar. Mientras que en las secciones *Trachyphyllum*, *Xanthizoon*, *Ligulatae*, *Porphyron*, y la subsección *Holophyllae* (sección *Saxifraga*) el desarrollo de los estomas es regular desde la base hacia la parte superior.

Por otro lado, las especies de ciertas secciones (*Micranthes* e *Irregulares*) presentan cristales de oxalato cálcico, carácter de cierto valor taxonómico.

Asimismo, la presencia/ausencia y disposición de los hidatodos en las hojas aportan valiosa información sistemática. En las especies de las secciones *Micranthes* y *Mesogyne* —así como en ciertos táxones de *Ligulatae*—, los hidatodos se sitúan en el margen foliar, mientras que en la sección *Porphyron* —y algunas especies de la sección *Ligulatae*— aparecen en dos filas en ambas caras de la lámina.

Por último, si la planta presenta



**indumento** pubescente, está compuesto por tricomas simples no muy complejos: multiseriados o uniseriados, y glandulíferos o no. No obstante, el indumento representa un carácter propio de cada especie cuyos estados proporcionan importante información taxonómica.

### 1.1.3. Cariología

Tan solo se pueden considerar fidedignos los números cromosómicos de un porcentaje reducido de táxones, siendo en Europa y Norteamérica más elevado. Existe otro amplio grupo cuyos números cromosómicos son confusos o sencillamente no se conocen. Por tanto, recuentos de numerosas especies han de ser decididamente completados.

Los problemas para conocer cariológicamente las especies del género *Saxifraga* son de diversa índole. Por un lado, la clara tendencia a agruparse todos los cromosomas en metafase (FAVARGER 1965: 18) dificulta su recuento, especialmente cuando el número es muy elevado. Por otro, se ha comprobado la frecuente aparición de cromosomas B (SOLTIS 1983: 1010), los cuales suelen ser difíciles de distinguir de los cromosomas A cromosomas. Por ello, reconocidos citólogos han sido prudentes a la hora de aportar un nuevo número cromosómico o de rechazar los numerosos recuentos erróneos que aun hoy se siguen publicando.

Por los datos disponibles que poseemos, el rango del número cromosómico parece ser de  $n=5$  (*S. tempestiva*) a  $n=c.110$  (*S. androsacea*). Sin embargo, los números gametofíticos más frecuentes en el género *Saxifraga* son  $n=13$  y  $n=14$ , seguida de otras frecuencias menores  $n=8$ ,  $n=10$ ,  $n=26$  y  $n=32$ . Según WEBB (1989: 10), el número de base más probable es  $x=8$ ; dicho autor aduce a 3 razones: se trata del menor número presentado por un amplio grupo de especies; las especies de la sección *Ciliatae* —las cuales presentan los caracteres más primitivos— poseen dicho número; y los

géneros más próximos a *Saxifraga* (*Ribes*, *Parnassia*, *Penthorum*) poseen también dicho número de base.

Dentro de la sección *Saxifraga* se ha encontrado, por el momento, un rango de  $n=10$  a  $n=99$ . No obstante, los números gametofíticos más frecuentes son  $n=32$  y  $n=33$ , seguidos muy de cerca de por  $n=26$ ,  $n=16$  y  $n=13$ , en este orden.

Los mecanismos citológicos de evolución del género parecen haber surgido inicialmente de una aneuploidía a partir de  $x=8$ , que condujo a  $n=10$ ,  $n=11$ ,  $n=12$ ,  $n=13$  y  $n=14$  (véase WEBB 1989: 10). A partir de dicha situación, debieron tener lugar fenómenos de poliploidía que originaron diferentes grupos.

Existen escasísimos ejemplos específicos de análisis de mecanismos evolutivos. La autopoliploidía parece haber actuado en *S. foliolosa* ( $n=28$ ) —cuyo origen seguramente fue *S. stellaris* ( $n=14$ )—. Asimismo, la alopoliploidía ha sido explicada en *S. nathorstii* ( $n=26$ ) —cuyos progenitores parecen haber sido *S. aizoides* ( $n=13$ ) y *S. oppositifolia* ( $n=13$ ) (véase BÖCHER 1983)— y en *S. osloensis* ( $n=22$ ) —cuyos progenitores parecen haber sido *S. adscendens* ( $n=11$ ) y *S. tridactylites* ( $n=11$ ) (véase KNABEN 1954)—. En *S. rhomboidea*, se han obtenido los números  $2n=20$ ,  $38$  y  $40$ , lo cual parece indicar que ha habido una poliploidía seguida de aneuploidía decreciente.

### 1.1.4. Origen y evolución

Aunque no se han encontrado saxifragas fósiles —a excepción de su polen—, se siguen aportando continuamente interesantes argumentos sobre el origen y evolución del género *Saxifraga*. Ya WEBB (1989: 16) esbozó los caracteres que a su juicio debiera presentar un hipotético antepasado, y que nosotros traducimos a continuación: "hierba perenne, rizomatosa, quizá con la base leñosa, con una roseta basal de hojas y un tallo terminal folioso que portara pocas flores en una laxa cima

o panícula. Los pelos glandulíferos serían multiseriados y las hojas no tendrían ni hidatodos excretores de calcio ni cristales de oxalato cálcico en las células. Las flores tendrían ovario súpero con carpelos libres o unidos solo en la base, los cuales contendrían óvulos con dos integumentos que maduraran en una testa lisa. El polen binucleado tendría la superficie reticulada. La planta sería diploide, probablemente  $2n=16$ .

Según WEBB (1989: 16) las especies de la sección *Micranthes* —la cual está representada en la Península Ibérica por *S. clusii* y *S. stellaris*— se ajustarían al arquetipo propuesto debido a su morfología y tipo de polen, pero presentan caracteres derivados tales como la ausencia de hojas en los tallos floríferos, cristales de oxalato cálcico y óvulos con un solo tegumento. Otro pequeño grupo de especies de Norteamérica y Japón —pertenecientes a la sección *Merkianae*— presentan varios caracteres antiguos, pero poseen otros derivados tales como el hábito de tipo mata y un elevado número de cromosomas. WEBB (1989: 16) consideró a la sección *Ciliatae* —distribuida por regiones frías del hemisferio norte— la más primitiva por sus caracteres primitivos y un bajo número de cromosomas ( $2n=16$ ).

De acuerdo con estas hipótesis, las especies de la sección *Saxifraga* —y en concreto de la subsección *Triplinervium*, donde se incluye nuestro grupo de estudio— muestran numerosos caracteres considerados como derivados, por lo que ha de considerarse un grupo de origen reciente.

En cuanto al origen biogeográfico del género se pueden mencionar fundamentalmente 3 hipótesis: 1) una propuesta inicialmente por SYMKIEWIC (1937) y CAIN (1944) que consideran Europa como centro de origen, pues es precisamente en este continente en donde se encuentran el mayor número de secciones. Sin embargo, WEBB (1989: 16) rechaza dicha hipótesis por considerar que Europa constituye un centro secundario de diversificación rápida y que dichos autores se basan en las clasificaciones de Engler,

quien reconoció un mayor número de secciones en Europa, al ser las especies europeas mejor conocidas. 2) Una segunda hipótesis propuesta por KAPLAN (1981), considera como origen del género la región denominada "Beringia" —la cual ocupaba el área del oeste de Norteamérica y este de Asia—, pues las secciones más primitivas se encuentran principalmente en las costas del Océano Pacífico. 3) Por último, existe una tercera hipótesis formulada por STEBBINS (1984), el cual se basó en la cariología para proponer el origen ártico y subártico del género, ya que los números cromosómicos más bajos se encuentran en especies distribuidas por latitudes más elevadas. WEBB (1989: 17) disiente de esta tercera hipótesis al considerar son precisos recuentos de cromosomas más fidedignos para sacar conclusiones generales, además de existir excepciones a la hipótesis de STEBBINS (l.c.).

WEBB (1989: 17) para apoyar la segunda hipótesis considera los fenómenos orogénicos acaecidos durante el Mioceno y los cambios climáticos que aparecieron al final de ese período. Según esto, varios géneros (*Boykinia*, *Mitella* y *Tiarella*) habrían evolucionado en el Mioceno tardío. Asimismo, la supuesta "protosaxifraga" pudiera haber evolucionado en áreas especialmente afectadas por los cambios mencionados anteriormente, tal y como lo indican dos subsecciones de la sección *Micranthes* que muestran una distribución disyunta entre el este de Norteamérica y este de Asia. Posteriormente al frío Plioceno apareció el gélido Pleistoceno, y con él las glaciaciones, junto con la consumada formación de las cordilleras europeas y del Himalaya. En esta situación, las saxífragas en evolución se encontraron dos oportunidades para adaptarse a nuevos medios, los proporcionados por la tundra en formación al norte y por las nuevas cadenas montañosas al sur.

#### 1.1.5. Antecedentes para la Península Ibérica

Además de las descripciones

originales de Linneo, dos obras han marcado un hito en el conocimiento del género *Saxifraga* en la Península Ibérica: ENGLER & IRMSCHER (1916–1919) trataron todas las especies a nivel mundial y WEBB (1964, 1989) a nivel europeo. Ambos autores revisaron la delimitación taxonómica y consideraron categorías infragenéricas para todo el género.

No obstante, numerosos autores han realizado aportaciones al género *Saxifraga* de muy diversa índole. Entre todos ellos caben destacarse: LAPEYROUSE (1795–1801), STERNBERG (1810, 1822, 1831), WILLKOMM (1874), LUIZET (1910, 1911, 1912, 1913, 1915, 1917, 1918, 1924, 1931), GORNALL (1986, 1987) y FERNANDEZ ARECES (1990).

En conjunto, los criterios taxonómicos se pueden considerar profusamente abordados en un contexto morfológico. No obstante, existen un buen número de incógnitas, en cuanto a la delimitación taxonómica de táxones que crecen en la Península Ibérica. Por ello, parece necesario estudiar los grupos naturales más conflictivos desde un punto de vista biosistemático.

## 1.2. INTRODUCCION A LA SERIE *CERATOPHYLLAE* (HAW.) S.PAWL

### 1.2.1. Antecedentes

Como hemos venido indicando, la única clasificación completa que existe a nivel mundial del género *Saxifraga* sigue siendo hasta el momento la de ENGLER & IRMSCHER (1916–1919), quienes incluyeron las especies consideradas por nosotros en la sección *Dactyloides* (véase la tabla 1.1).

Sin embargo, nuestro punto de partida para la realización de la presente memoria doctoral coincidió en el tiempo con la sinopsis publicada por WEBB (1987: 229), por la que aplicó a las especies del género *Saxifraga* que crecen en Europa la clasificación infragenérica de GORNALL (1987). La subsección *Triplinervium* de la

sección *Saxifraga* ha tenido una diversificación muy intensa en la Península Ibérica y regiones próximas. De todas las que crecen en la Península Ibérica, son precisamente las especies de esta sección las más controvertidas desde un punto de vista taxonómico; en concreto las que WEBB (l.c.) encuadró en la serie *Ceratophyllae* (s.l.) (véase la tabla 1.2).

### 1.2.2. Características generales

A continuación transcribimos, traducidas, las características que WEBB (1989: 170) considera propias de la subsección *Triplinervium*: "Bienales o perennes, con frecuencia forman matas o almohadillas, pero algunas veces con hábito difuso y con rosetas laxas de hojas basales. Sin bulbillos, pero algunas especies con yemas axilares en brotes foliosos durmientes durante el verano. Hojas de obovadas a reniformes con los márgenes varias veces lobulados o crenados, o bien de linear a lanceoladas con márgenes enteros. Tallos floríferos terminales, ocasionalmente axilares, que portan flores solitarias o reunidas en cimas pequeñas o panículas laxas. Pétalos blancos o amarillo-verdosos, algunas veces teñidos o manchados de rojo. Ovario 2/3 ínfero o más".

Asimismo, WEBB (l.c.) define las características de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) de la siguiente forma: "Plantas de hoja perenne. Tallos más o menos leñosos en la base, portadores de brotes foliosos que forman almohadillas densas o bastante laxas; sin bulbillos ni yemas axilares durmientes en verano. Hojas lobuladas, con frecuencia más bien rígidas y coriáceas, normalmente menores de 7 cm de longitud (incluyendo el pecíolo), con pecíolo más largo o aproximadamente igual que la lámina; normalmente con pelos glandulíferos muy cortos o glándulas sésiles. Tallos floríferos terminales o axilares, portadores de flores en bastantes cimas compactas. Pétalos blancos. Ovario ínfero o aproximadamente".

Sect. 8. **Dactyloides** Tausch.Subset. 1. **Holophyllae**.grex 1. **Tenellae**. Engl. et Irmsch.*S. tenella* Wulf.grex 2. **Sedoideae** Engl. et Irmsch.*S. sedoides* L.grex 3. **Muscoideae** Engl. et Irmsch.*S. muscoides* All., *S. Fachinii* Kochgrex 4. **Aphyllae** Engl. et Irmsch.*S. aphylla* Sternb.grex 5. **Androsaceae** Engl. et Irmsch.*S. seguierii* Spreng., *S. presolanensis* Engl., *S. androsacea* L., *S. depressa* Sternb., *S. tridens* Jan ex Engl., *S. humilis* Engl. et Irmsch., *S. coarctata* W.W.Smithgrex 6. **Glabellae***S. glabella* Bertol.Subsect. 2. **Eudactyloideae**.grex 7. **Axilliflorae** Willk.*S. ajugifolia* L., *S. perdurans* Kit.grex 8. **Aquaticae** Engl.*S. aquatica* Lap.grex 9. **Ceratophyllae** Willk.*S. pedemontana* All., *S. Prostii* Sternb., *S. geranioides* L., *S. camposii* Boiss. et Reut., *S. demnatensis* Coss., *S. cuneata* Willd., *S. portosanctana* Boiss., *S. maderensis* Don, *S. pedatifida* Smith, *S. canaliculata* Boiss., *S. valentina* Willk., *S. trifurcata* Schrad., *S. vayredana* Luiz.grex 10. **Gemmiferae** Willk.*S. conifera* Coss. et Durieu, *S. hypnoides* L., *S. Trabautiana* Engl. et Irmscher, *S. globulifera* Desf., *S. reuteriana* Boiss., *S. Maweana* Bak., *S. Rigoi* Freyngrex 11. **Caespitosae** Engl.*S. caespitosa* L., *S. adenodes* Poepp., *S. magellanica* Poir., *S. Boussingaultii* Brongn., *S. Pavonii* Don, *S. sileniflora* Sternb., *S. lactea* Turcz.grex 12. **Exarato-moschatae** Engl. et Irmsch.*S. pentadactylis* Lapeyr., *S. Prostiana* (Ser.) Luizet, *S. pubescens* Pourr., *S. intricata* Lap., *S. exarata* Vill. *S. moschata* Wulf., *S. hariotii* Luiz. et Soulié

**Tabla 1.1** Sinopsis de la clasificación a nivel específico de la sección *Dactyloides* deducida y transcrita de ENGLER & IRMSCHER (1916–1919). De esta clasificación se han subrayado las especies consideradas en la presente memoria doctoral.

**Subsect. XI (1) Saxifraga**

\**S. granulata* L., *S. corsica* (Ser.) Gren. & Godron, *S. haenseleri* Boiss. & Reuter, *S. dichotoma* Willd., *S. carpetana* Boiss. & Reuter, *S. cintrana* Willk., *S. bulbifera* L., *S. gemmulosa* Boiss., *S. bourgeana* Boiss. & Reuter, *S. biternata* Boiss.

**Subsect. XI (2) Triplinervium** (Gaudin) Gornall (1987) (Subsect. *Eudactyloideae* Engler & Irmscher)

**Series XI (2) 1. Gemmiferae** (Willk.) S.Pawl. (1966)

*S. globulifera* Desf. (Syn. \**S. granatensis* Boiss. & Reuter), *S. reuteriana* Boiss., *S. erioblasta* Boiss. & Reuter, *S. rigoi* Porta, *S. conifera* Cosson & Durieu, *S. continentalis* (Engler & Irmscher) D.A.Webb, *S. hypnoides* L.

**Series XI (2) 2. Cespitosae** (Reichenb.) S.Pawl. (1966)

*S. rosacea* Moench, \**S. cespitosa* L., *S. pubescens* Pourret, *S. nevadensis* Boiss., *S. cebennensis* Rouy & Camus, *S. exarata* Vill., *S. hariatii* Luizet & Soulié

**Series XI (2) 3. Axilliflorae** (Willk.) S.Pawl. (1966)

\**S. praetermissa* D.A.Webb, *S. wahlenbergii* Ball

**Series XI (2) 4. Ceratophyllae** (Haw.) S.Pawl. (1966)

*S. pedemontana* All., *S. babiana* Diaz & F.Prieto, *S. geranioides* L., *S. moncayensis* D.A.Webb, *S. vayredana* Luizet, *S. nervosa* Lapeyr., *S. pentadactylis* Lapeyr., *S. fragilis* Schrank, *S. camposii* Boiss. & Reuter, *S. trifurcata* Schrader (Syn. \**S. ceratophyllae* Dryander), *S. canaliculata* Boiss. & Reuter ex Engler, *S. cuneata* Willd.

**Series XI (2) 6. Arachnoideae** (Engler & Irmscher) Gornall (1987)

*S. petraea* L., *S. berica* (Béguinot) D.A.Webb, \**S. arachnoidea* Sternb., *S. paradoxa* Sternb.

**Subsect. XI (3). Holophyllae** (Engler) Engler & Irmscher (1916)

*S. androsacea* L., *S. depressa* Sternb., *S. italica* D.A.Webb, *S. seguieri* Sprengel, \**S. muscoides* All., *S. fachinei* Koch, *S. presolanensis* Engler, *S. sedoides* L., *S. aphylla* Sternb., *S. glabella* Bertol., *S. tenella* Wulfen

**Subsect. XI (4). Tridactylites** (Haw.) Gornall (1987)

\**S. tridactylites* L., *S. adscendens* L., *S. blavii* Engler, *S. osloensis* Knaben

**Tabla 1.2** Clasificación transcrita de WEBB (1987: 229) de las especies europeas de la sección *Saxifraga* L.

### 1.3. OBJETIVOS GENERALES DE LA MEMORIA DOCTORAL

Al iniciar nuestros estudios del género *Saxifraga* en la Península Ibérica, encontramos que ciertos grupos taxonómicamente complejos precisaban ser estudiados desde un punto de vista biosistemático. De todos ellos, contemplamos la posibilidad de estudiar los táxones de la antiguamente conocida sección *Dactyloides* (véase la tabla 1.1). Por entonces, aparecieron las publicaciones de GORNALL (1987b) y WEBB (1987b), ya mencionadas en el apartado 1.2.1.

Desde el principio, nuestro propósito fue que en nuestro estudio se abarcara a un grupo natural que incluyera dichos grupos conflictivos. Por ello, tuvimos que completar la clasificación de WEBB (1987b) con otros táxones que aparecen en la de ENGLER & IRMSCHER (1916) (véase la tabla 1.1), que más tarde consideró WEBB (1989). Como consecuencia, las especies que se han tratado en la presente memoria doctoral son, por orden alfabético —que es el mismo seguido en todos los capítulos excepto el 7—, las siguientes:

*S. babiana*  
*S. camposii*  
*S. canaliculata*  
*S. cervicornis*  
*S. cuneata*  
*S. demnatensis*  
*S. fragilis*

*S. geranioides*  
*S. intricata*  
*S. kitaibelii*  
*S. losae*<sup>1</sup>  
*S. luizetiana*<sup>2</sup>  
*S. maderensis*  
*S. moncayensis*  
*S. pedemontana*  
*S. pentadactylis*  
*S. portosanctana*  
*S. prostii*  
*S. trifurcata*  
*S. vayredana*

Entonces, nos propusimos reunir la mayor cantidad de información biosistemática que delimitara táxones y ayudara a esclarecer las relaciones de parentesco entre los mismos. Fruto de ello son los capítulos que hemos desarrollado en la presente memoria doctoral.

1. Esta especie, que no se reconocía en clasificaciones previas, se ha revelado tras nuestro estudio como una entidad taxonómica bien delimitada.

2. Especie descrita del norte de África —por tanto ausente en WEBB (1987b)— con posterioridad a ENGLER & IRMSCHER (1916).

## CAPITULO 2 MORFOLOGIA

### Índice del capítulo

2.1. Antecedentes y objetivos .....	9
2.1.1. Estudios previos .....	9
2.1.2. Objetivos básicos .....	10
2.2. Materiales y métodos .....	10
2.2.1. Ciclo biológico .....	10
2.2.2. Estudios macromorfológicos .....	10
2.2.3. Estudios micromorfológicos .....	10
2.3. Resultados .....	14
2.3.1. Ciclo biológico .....	14
2.3.2. Estudios macromorfológicos .....	15
2.3.2.1. Aparato vegetativo .....	15
2.3.2.2. Aparato reproductor .....	17
2.3.3. Estudios micromorfológicos .....	23
2.4. Discusión .....	25
2.4.1. Ciclo biológico .....	25
2.4.2. Estudios macromorfológicos .....	25
2.4.2.1. Aparato vegetativo .....	25
2.4.2.2. Aparato reproductor .....	26
2.4.3. Estudios micromorfológicos .....	27
2.5. Conclusiones .....	29
2.5.1. Estudios macromorfológicos .....	29
2.5.1.1. Aparato vegetativo .....	29
2.5.1.2. Aparato reproductor .....	30
2.5.2. Estudios micromorfológicos .....	30

### 2.1. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

#### 2.1.1. Estudios previos

Tanto para definir las categorías infragenéricas como para delimitar taxonómicamente las distintas especies de la serie *Ceratophyllae* (s.l.), la fuente de información ha sido fundamentalmente la morfología.

Después de LINNEO (1753, 1762) pueden destacarse LAPEYROUSE (1795–1801) y STERNBERG (1810, 1822, 1831), quienes aportaron nuevos caracteres para las especies ya conocidas de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) o para las que ellos mismos describieron como nuevas. Posteriormente, hemos de mencionar a WILLKOMM (1874) por su síntesis de las saxífragas ibéricas y sobre todo a LUIZET (1910). Este último es el primero que realizó una revisión monográfica minuciosa de un grupo natural que incluye las especies

tratadas en la presente memoria. LUIZET (l.c.) inició en este año una serie de 24 artículos bajo la denominación "Contribution à l'étude des Saxifrages du groupe des *Dactyloides* Tausch". Durante la aparición de dichos artículos, ENGLER & IRMSCHER (1916) marcaron un hito difícilmente superable al publicar la única monografía del género *Saxifraga* que existe en la actualidad.

Posteriormente, algunos autores (PAU 1895, 1896; ROTHMALER 1935; LOSA 1950) proporcionaron nuevos caracteres para los táxones de este conflictivo grupo. No obstante, fue WEBB (1964) quien completó y actualizó acertadamente la clasificación de la exhaustiva monografía de ENGLER & IRMSCHER (l.c.) para las especies europeas. Comoquiera que las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) se distribuyen fundamentalmente en Europa, las publicaciones de Webb suponen un importante punto de referencia para el

conocimiento de dicha serie.

Desde las primeras publicaciones de Webb, varios autores han ido aportando numerosos caracteres morfológicos y describiendo nuevos táxones. De todos ellos, cabe destacarse a FERNANDEZ ARECES (1990), quien abordó exhaustivamente en su memoria doctoral, desde un punto de vista morfológico, los táxones del norte de la Península Ibérica de la antigua sección *Dactyloides*.

### 2.1.2. Objetivos básicos

Nuestro objetivo ha sido estudiar comparativamente la morfología de las plantas de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) en todas sus partes, tanto si ya fueron estudiadas por otros autores como si no; en el primer caso se han cotejado nuestros resultados con los obtenidos anteriormente por autores previos.

## 2.2. MATERIALES Y METODOS

### 2.2.1. Ciclo biológico

Para estudiar el ciclo biológico se observó el desarrollo de las plantas germinadas y cultivadas en el Jardín Botánico de Madrid. En concreto, hemos realizado un seguimiento de todo el material germinado que se indica en el capítulo 5 (apartado 5.3.5.), a la vez que intentamos compararlo con nuestras observaciones de campo. El inicio de las germinaciones se produjo en 1989 y aún mantenemos vivos gran parte de los individuos.

### 2.2.2. Estudios macromorfológicos

Se empleó tanto el material de herbario indicado en el apartado 7.2 (capítulo 7 "Tratamiento taxonómico")—que pertenece a los herbarios de ARAN, B, BC, BM, COI, FCO, G, JACA, K, LEB, M, MA, MACB,

MADJ, MAF, O, P, SALA, SEV—, como el material vivo recolectado por nosotros. Además, ha sido de gran ayuda mantener plantas vivas en cultivo, pues pudimos observar si los caracteres variaban en las condiciones artificiales del interior—especialmente en táxones orófilos—y cuál era la morfología de la planta durante los distintos periodos de crecimiento.

A continuación, indicamos las diferentes partes de la plantas estudiadas y los caracteres considerados.

#### Aparato vegetativo

rasgos generales: forma, viscosidad, consistencia, olor.

raíz: tipo de raíces primarias y secundarias.

tallo: ramificación, filotaxia e indumento.

hojas: dimensiones; contorno; consistencia; tipo de indumento; tipo de surco; anchura del pecíolo; grado de división; forma y tipo de ápice de las divisiones; dimensiones y división del lóbulo central.

#### Aparato reproductor

pie de la inflorescencia: longitud en relación a la inflorescencia, filotaxia, indumento, número de hojas y grado de división de las mismas.

inflorescencia: tipología; número de flores; indumento; división y forma de los perfiles; indumento del cáliz; dimensiones y forma de los sépalos; dimensiones, forma y color de los pétalos; forma de la cápsula; tamaño y ornamentación de las semillas.

En la figura 2.1 indicamos las partes en que hemos dividido la planta para su estudio.

### 2.2.3. Estudios micromorfológicos

Por su relevancia, nos hemos limitado a estudiar la ornamentación de la cubierta



seminal.

Las semillas de los táxones analizados presentan una superficie suficientemente limpia para hacer necesario aplicar sobre ellas cualquier método de limpieza (sonicación, aplicación de ácido sulfúrico, etc.). Además, el estudio de las semillas sin limpieza previa permite observar algún posible carácter de la cubierta que de otro modo pudiera perderse, así como conocer su morfología externa inalterada cuando se produce la dispersión de las mismas.

Algunos de los caracteres de la ornamentación de la cubierta seminal se aprecian con la lupa binocular entre 20 y 40 aumentos. Sin embargo, se complementaron las observaciones con el microscopio electrónico de barrido (M.E.B.) para conocer la ornamentación en detalle de la cubierta seminal. Para ello, se utilizó el M.E.B. marca JEOL JSM T330 A del Jardín Botánico de Madrid, con un voltaje de aceleración de 10–15 Kv. Previamente a la visualización de las semillas, fueron metalizadas por una capa de 60 nm de oro. El reducido tamaño de las semillas permitió colocar en cada portaobjetos 10 unidades de cada población y así tener una muestra aceptable de la variabilidad intrapoblacional.

De cada taxon se estudiaron semillas de al menos 3 localidades diferentes, siendo excepciones *S. portosantana*, que está muy escasamente representada en los herbarios, y *S. luizetina*, de la que únicamente pudo estudiarse material tipo. En los casos cuya delimitación taxonómica parecía compleja, o bien nuestros resultados no coincidían con los de otros autores, se observó al M.E.B. material de 5 localidades.

A continuación indicamos el material utilizado para el estudio morfológico de la cubierta seminal.

### ***S. babiana***

LEON: Beberino, 30ttN8150, 1100 m, 25–7–88, Luceño & Vargas 2549; Truébano de Babia, 29TQH45, 1260 m, 14–8–1980, T.E. Díaz & J.A.Fdez.Prieto, MA226688 (ISOTYPUS); ASTURIAS: Somiedo, Urria, 1000 m, 16–5–1976, T.E.Díaz &

J.A.Fdez.Prieto, MA226687 (ISOTYPUS de la var. *septentrionalis*).

### ***S. camposii* subsp. *camposii***

GRANADA: Sierra de Loja, 17–VI–1849, P.Campo, G (material tipo); Sierra Harana, cercanías de la Cueva del Agua, 30SVG53, 1600 m, 16–6–82, Molero, Pérez Raya & Casares, MA323499; Sierra de Loja, 1849, P.Campo, G (Herbario de Chevalier) (material tipo). JAEN: Sierra de Mágina, Aznatín, decliv. E, loc. dict. Torcales, in rupestribus calcareis, 1710 m, 20–VI–1926, Cuatrecasas.

### ***S. camposii* subsp. *leptophylla***

GRANADA: La Sagra, 14–VII–1955, Borja & Rodríguez. JAEN: Sierra de Segura, Pontones, 30SWH31, 1500 m, 18–7–86, Garica Hortelano & Pajarón 1758. MURCIA: Sierra de Espuña, 1180–1350 m, 23–VI–1947, C.Vicioso, MA 52797.

### ***S. canaliculata***

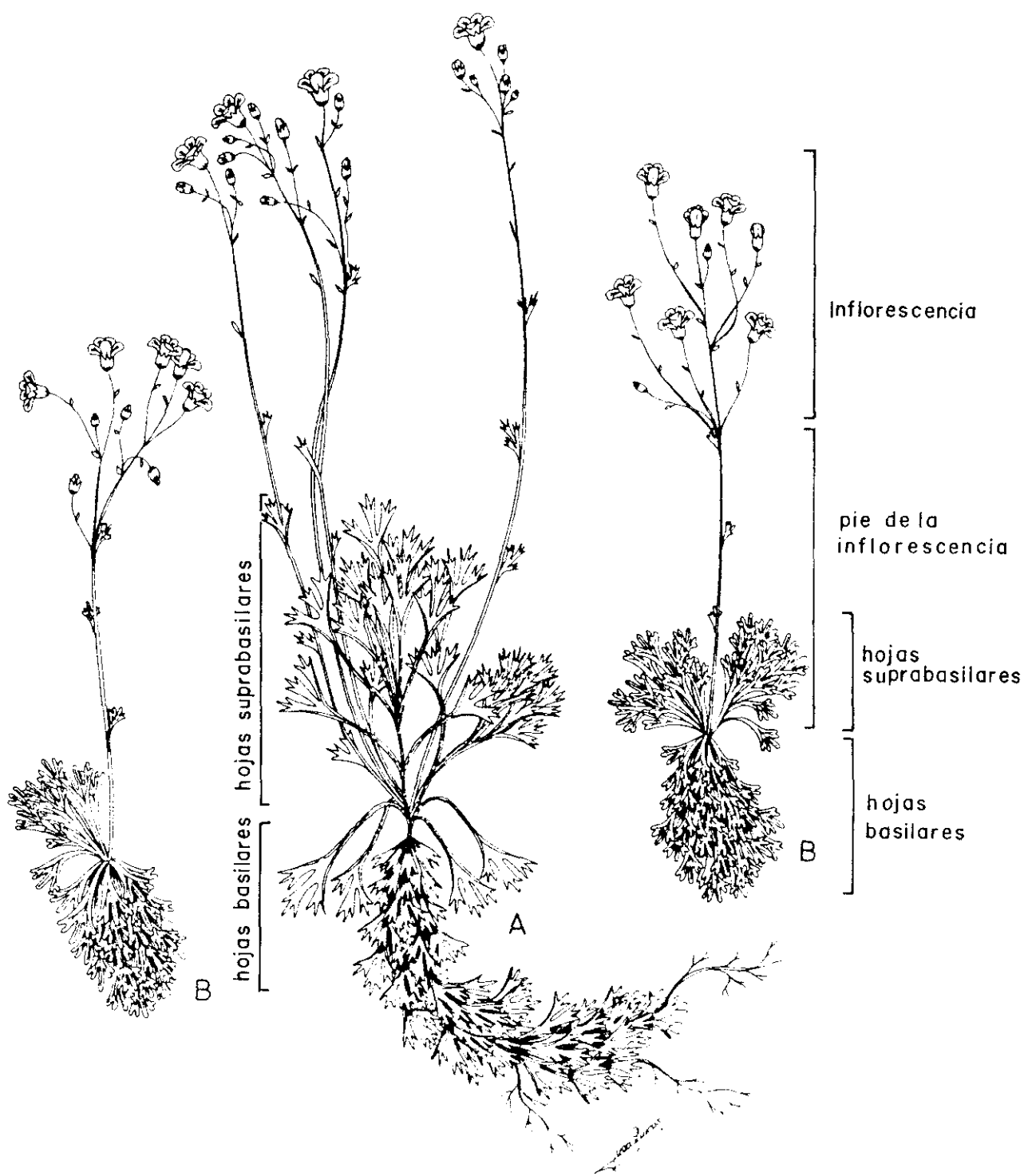
LEON: Torrestío, 29TQH4270, 1300 m, 27–VII–1988, Luceño & Vargas 2578; Maraña, Mampodre, 30TUN2268, 1480 m, 27–VII–1986, Betoño & al., MA 365924; PALENCIA: de Camasobres al puerto de Piedrasluengas, 30TUN8167, 1200 m, 27–VII–1988 Luceño & Vargas 2581PV. CANTABRIA: Hermandaz de Campoo de Suso, Serna, Monte Triquineja, 30TVN0165, 1000 m, 11–VI–1988.

### ***S. cervicornis***

FRANCIA: Corse, Mte. di Cagna, 6–1917, P–Consturier, G (Herbario C.J. Pitard); Korsika, Monte Cinto–Gipfel, 1953, E.v.Unold, M 22–89/4; in montibus circa Corte, Corse, m, Zuccarinii, M. ITALIA: Sardaigne, prov. Nuoro, Monte Albo, 800–900 m, 26–5–1983, Charpin AC 17758 & al., G 235189.

### ***S. cuneata***

BURGOS: Hoyos del Tozo, 30T VN2328, 900 m, 15–6–1985, Alejandro, MA 340731. HUESCA: Aragües del Puerto, 30TXN9440, 17–8–1967, P.Montserrat, JACA 628167. PALENCIA: Cervera de Pisuerga, 30TUNS043, 1200 m, 27–7–1988, Luceño & Vargas 2586. LA RIOJA: Brieva de Cameros, 30TWM1767, 9–7–1983, Betoño & Alejandro, MA 323530.



**Figura 2.1** Aspecto general de los aparatos vegetativo y reproductor de: A) *S. trifurcata* y B) *S. pentadactylis*.

***S. demnatensis***

MARRUECOS: Djebel Ghat, province de Demnat, 27-VI-1881, Ibrahim, G; Province de Demnat, Djebel Ghat, 20-VII-1882, Ibrahim, G.; M. Grand-Atlas, Renaya, rochers porphyriques dans le Tizi n. Tazherat, 3300 m, 21-VII-1922, R.Maire, P.; M. Grand. Atlas, Ourika, versant N du Djebel Tachdirt, 3500 m, en rochers porphyriques, R.Maire, 12-VII-1921, P; in Atlantis Majoris Valle Reraya, in rupibus porphyricis cernuallis, 2900 m, 22-VII-1924, R.Maire, G.; North face of Ari n'Ayachi, near Midelt, 11000 ft m, en rock ledges facing north, R.M. & A.M.Harley 735, 19-VII-1966, BM.

***S. fragilis* subsp. *fragilis***

FRANCIA: Aude, mt Alaric de Floure, 450 m, en calcaire, E.J. Neyraud, 7-VI-1903, MA 52792. HUESCA: Fiscal, Cdo. Petralba, 30TYN3306, 1300-1560 M, 29-7-1986, Villar, JACA 509386 HUESCA: Aso de Sobremonte, monte de Aso, 30TYN1426, 1900-1950 m, en peñascos de solana, P. Montserrat, 14-VIII-1968, JACA 402168. TARAGONA: Baix Camp, Prades, carretera Poblet-Prades, c. límite comarcal, 31TCF3278, 1000 m, arcosas, 30-V-1989, J.Pedrol 4034JP.

***S. fragilis* subsp. *paniculata***

ALICANTE: Sierra J'Aitana, in fissuris rupium calc., 1400 m, O. de Bolós, E. Sierra, J. Vigo & al. 31-V-1977 BC G22911. TERUEL: Rubielos de Mora, 1100 m, Font Quer, 25-VI-1921, BC 653154; Valdelinares, Peñarreya, 30TXK9773, 2000 m, 12-7-73, P. Montserrat & L. Villar. JACA 346673; Calamocha, Sierra de Fontfría, sobre Bea, XL54, riscos calcáreos orientados al N, 1200 m, 5-III-1981(?), Molero & J.M.Montserrat.

***S. geranioides***

ANDORRA: Circo de Pesons, 31TCH9009, 2400 m, 5-8-88, Luceño & Vargas 2489PV. FRANCIA: Vallée de Bouillousses-Montlouis, 12-7-1963, Gavelle, MA 178285; LÉRIDA: Macizo de colomers, 31TCH21, 2700 m, 5-8-86, Luceño & al. 1409PV.

***S. intricata***

HUESCA: Col de Portalet, 1900 m, 28-7-1987, E. Fuertes, MA430065;

Balneario de Panticosa, 30TYN2636, 1600 m, 9-8-88, Aizpuru & al. 2652PV. LÉRIDA: Viella, Baños de Tredós, 31TCH21, 5-8-86, Luceño & al. 1394PV.

***S. kitaibelii***

BULGARIA: Bezirk Blagoevgrad, Pirin-Gebirge, am Weg von der Hütte Viehren zum Gipfel des Vichren, 2000-2200 m, 2-8-1968, Merxmüller & Zollitsch, G 40347. RUMANIA: Transsilvania, alpius Arpás, 2300 m, 1889, J.Wolff., MA 52763; Transsilvania, Petrosény, Girsea in alp. Pareng, 31-VII-1908, A.Richter, M 22-89/50; Südkarpaten, Paring-Gebirge, Felsen zwischen Carrja und Mundra, 2400 m, 25-VII-1928, leg. O.Fielder, M.

***S. losae***

LA RIOJA: Brieua de Cameros, 30TWM1867, 1300 m, 29-VI-1985, F. Heras & Alejandro, MA 323922; Arnedo, peña Isasa, 8-VII-1992, Alejandro & Vargas 3087PV. NAVARRA: Sierra de Sarvil, Ciriza, 30TWN9639, 680 m, 10-VI-1986, Alejandro 649-86, MA 365168. ZARAGOZA: Foz de Forniello, Salvatierra de Esca, 30TXN6929, 800 m, 22-VI-1973, L. Villar, JACA V-19773.

***S. luizetiana***

MARRUECOS: Mayen Atlas: falaises calcaires du Dj. bou Naceur, 3000 m, 21-VII-1929, Maire.

***S. maderensis***

PORTUGAL: Madeira, Curral, 28-V-1848, R.F.Lowe, BM; Madeira, Estrada para o Curral das Freiras, 25-5-1963, Rui Santos, MADJ 05244; Caldeirao Verde, 6-10-1988, Nóbrega; Córrego Fundo; 1100 m, 7-1960, R. Baneto, MA 304089.

***S. moncayensis***

GUADALAJARA: Hoz del río Gallo, 30TWL8420, 1100 m, 7-6-87, Vargas 2311PV; Pelegrina, mirador sobre el río Dulce, 30TWL3241, 1000 m, Luceño & Vargas 1542PV. ZARAGOZA: Sierra del Moncayo, Ermita de Nuestra Sra. del Moncayo, 30TWM9726, 1600 m, Luceño & Vargas.

***S. pedemontana***

FRANCIA: Alpes-Maritimes, Saint-Martin

Vesubie, VII-1895, G.Vidal, G (Herbario de M.Micheli); St. Martin Vesubie au Col de Fenêtre, 2500 m, en granitic, Vidal, 13-VII-1895, M. ITALIA: Piémont, Alpe Valderio, 8-8-1898, Rostan, G (Herbario de E.Perrier); Colle della Lombarda ins Vallone di S. Anna, 8-8-1984, O.Angerer, M 22-89/51 (herbarium O.Angerer o Francia).

***S. pentadactylis* subsp. *pentadactylis***  
GERONA: Cerdanya, Vall de Ribes, Tossa del Pes dels Lladres, -31TDG39, 2660 m, J.Vigo & A.Anglada, 21-VII-1968, BC 601605.

ANDORRA: lagos de El Serrat, 30TCH72, 2200 m, 6-VIII-1990, fisuras de granitos, Guzmán, Luceño & Vargas 2828PV; El Serrat, Estanys de Tristaina, 31TCH7820, 1900 m, 8-VIII-1978, L. Villar & F. Finat, JACA: 315778.

FRANCIA: Cerdagne, Vallée de Lanoux, rochers, vers 2150 m, 14-VIII-1916, MA 53018.

***S. pentadactylis* subsp. *willkommiana***  
LUGO: Sierra de Ancares, cumbre del Mustallar, 23-VII-1952, Bellot, MA 197973.  
LA RIOJA: Sierra de la Demanda, 30TWM9276, 2000 m, 29-VII-1987, Luceño & Vargas, MA 379013. MADRID: Sierra de Guadarrama, cerca del pico Peñalara, 30TVL12, 2000 m, 21-VII-1985, Fernández Casas 9910 & P.A. Hinz, MA 346249.  
PALENCIA: Curavacas, vertiente norte, 30TUN6459, 2500 m, 24-VII-1986, Argüelles & al. 1516PV. SEGOVIA: Aldealengua de Pedraza, pico del Nevero, 30TVL3038, 1900-2000 m, 17-VII-1985, R.García 1460RG. ZARAGOZA: Moncayo, 2000 m, 14-VII-1968, Segura Zubizarreta, MA 342799.

***S. pentadactylis* subsp. *almanzorii***  
AVILA: Sierra de Gredos, los Tres Hermanitos, 30TUK07, 2400 m, 7-VIII-1975, Fernández Casas 835 & García Guardia, MA 439464; Circo de Gredos, Paredes Negras, 30TUK085597, 1950 m, 22-VI-1986, Luceño & Vargas 1293, MA 343083.

***S. portosanctana*** Boiss. PORTUGAL: P. insula Porto Santo, summit of Pico de Facho, V-1828, BM.

### ***S. prostii***

FRANCIA: Benaven, Commune de Sainte, Geneviève, Aveyron, m, en rochers du Vezeal, Carbonel, 6-VI-1901, M; Aveyron: gorges de la Truejera, a Bénaven, 700 m, 31-5-1906, J. Soulié, BC 700741; Hérault, Mont Caroux, 1000 m, 7-6-1914, Neyraut, MA52824; Dept. Ardèche, am Gerbier de Jonc nord-westlich von Privas, Felsen und Matten, 1500-1550 m, 2-VIII-1970, H.Merxmüller & B.Zollitsch 26012, M; Lozère, Mont Lozère, 3 Km SW Villefort an der Strasse nach Palhère, 700 m, Silikatfelsen, 4-7-1981, Lippert & Podlech 17817, M 22-89/73.

### ***S. trifurcata***

ASTURIAS: Fuejo, proximidades del río Sama, 30TTP5507, 300 m, 26-VII-1988, Luceño & Vargas 2580PV. LEON: Ponferrada, Montes Aquilianos, cerca de Peñalba de Santiago, 29TQG0299, 1600 m, 5-VII-1978, E.Temprano 90ET, MA 279960. NAVARRA: Sierra de Urbasa, 30TWN7038, 1000 m, 30-VII-1987, Luceño & Vargas 2468PV, MA 304089.

### ***S. vayredana***

BARCELONA: macizo del Montseny, cerca de Santa Fe, 1350 m, 13-VII-1913, F.Sennen, MA 52861; Montseny, el Turó de l'Home, 900 m, VII-1988, J.Pedrola. GERONA: Montseny, St. Miguel Solterra, VI-1875, E.Vayreda, BC 596653.

## **2.3. RESULTADOS**

Los resultados del estudio morfológico están sintetizados, para cada taxon, en las descripciones correspondientes del capítulo 7. Aquí nos limitamos a discutir la variabilidad de los caracteres y su expresión en alguno de los táxones estudiados.

### **2.3.1. Ciclo biológico**

Teniendo en cuenta que la mayor parte de las semillas germinan en cuanto

se embeben (véase el apartado 5.3.5.), podemos suponer que en otoño aparecen casi todas las plántulas de una nueva generación, si bien las semillas son lo suficientemente longevas para mantener su viabilidad hasta la primavera. Nada más emerger la radícula se curva con un fuerte geotropismo positivo y, cuando presenta una longitud de aproximadamente 4–5 mm, surge por el extremo opuesto el hipocótilo que porta dos cotiledones. No obstante, no es raro observar otra hoja primordial en el mismo verticilo de algunas plántulas.

Las primeras hojitas propiamente dichas (nomófilos) que aparecen presentan en todos los casos –tanto en plántulas de especies glabras como de especies pilosas– presentan tricomas glandulíferos. A su vez, las siguientes hojas que van apareciendo siguen presentando tricomas glandulíferos. Posteriormente, en las especies glabras las sucesivas hojas van perdiendo pilosidad hasta quedar algunas totalmente glabras. Por el contrario, las especies pilosas van desarrollando tricomas cada vez más alargados, densamente pubescentes o bien más cortos, según los casos.

Inicialmente se forma una sola roseta de la plántula en crecimiento. En las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.) (véase el apartado 5.1.2.) aparecen menos rosetas desde el inicio de su desarrollo, aunque son más grandes que en las especies de la serie *Pentadactylis*. Entonces, la multiplicación de las rosetas es generalmente mayor en las especies de la segunda serie, además de alcanzar las nuevas rosetas con rapidez un tamaño similar al de la roseta primitiva.

Según nuestras observaciones, las plantas suelen florecer en la segunda primavera; es decir, tras año y medio de crecimiento únicamente vegetativo, en el que se va aumentando su biomasa hasta la formación de un pulvínulo. Tanto en la mayor parte de los individuos observados en cultivo, como en los observados en el campo, hemos comprobado que el desarrollo de las primeras inflorescencias sigue los modelos descritos en el capítulo 5 "Biología

de la reproducción" (apartado 5.1.2.): las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.) desarrollan desde el inicio inflorescencias axilares, mientras que las especies de la serie *Pentadactylis* desarrollan inflorescencias terminales.

No conocemos ninguna referencia bibliográfica sobre la longevidad de las especies del género *Saxifraga*. Sin embargo, nosotros observamos un individuo de *S. cuneata* que presentaba trazas de haber florecido durante 15 primaveras. Este cálculo se ha podido realizar porque en las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.) van quedando rastros de sus tallos floríferos en la axila de las hojas ya secas. No obstante, como no todos los individuos florecen todos los años, la edad real de los mismos debe ser mayor que la estimada por este método.

## 2.3.2. Estudios macromorfológicos

### 2.3.2.1. Aparato vegetativo

Las raíces son axonomorfas, siendo la larga raíz principal la que penetra en el interior de la roca y realiza la función principal de prospección y anclaje; de ella surgen raíces secundarias con finos meristemos, que pueden hacerse más gruesas con la edad.

Las hojas –el órgano que mayor número de caracteres proporciona– están reunidas siempre en rosetas. Debido a que la planta florece durante la primavera, la mayor parte del material ha sido recolectado y observado en este periodo. Por ello, las hojas que pueden observarse durante este periodo, se han clasificado en: **hojas secas**, situadas en la parte inferior de la planta, que se desarrollaron en años anteriores; **hojas de crecimiento lento o basilares**, son hojas verdes (o amarillentas) de la roseta a partir de las cuales se desarrollan otra(s) roseta(s) y/o el aparato reproductivo durante la primavera; **hojas primaverales o suprabasilares**, son aquellas que integran

las nuevas rosetas que se forman durante la primavera, las cuales se desarrollan con rapidez a partir de la axila de las hojas de las rosetas basales. En ocasiones, las hojas basales no proporcionan ni nuevas rosetas ni tallos floríferos, simplemente continúan su crecimiento a "ritmo primaveral".

#### hojas basales o de crecimiento lento

Son las más interesantes desde el punto de vista taxonómico, pues se han desarrollado completamente, aunque el material sea recolectado u observado al principio de la primavera.

Además de las dimensiones, grado de división y consistencia de las hojas basales, hemos considerado como caracteres más relevantes el indumento, tipo de surco y contorno.

En lo que respecta al tipo de indumento hemos observado plantas totalmente glabras y plantas cubiertas por tricomas glandulíferos uniseriados. Dichos tricomas llevan una glándula sostenida por 1–3 células, o bien por muchas más células (hasta 15), dependiendo de la especie. Por otra parte, existe una tendencia generalizada por la que el indumento suele presentar tricomas más largos —y por tanto con más células— en la zona basal del pecíolo que se van haciendo más cortos hacia el limbo.

Por otra parte, algunos ejemplares de ciertas poblaciones de la mayor parte de las especies glabras desarrollan ocasionalmente cortos tricomas glandulíferos, así como muchos individuos cultivados en el Jardín Botánico de Madrid. Ejemplos de ello son algunos individuos de *S. camposii* subsp. *leptophylla* de la Sierra de Cazorla (MA 457036, MA 191991); de *S. camposii* subsp. *camposii* de la Sierra de Mágina mantenidos en el invernadero; de *S. cuneata* de Cameros (La Rioja) con brotes foliares que presentan largos tricomas de hasta 10 células; de *S. trifurcata* de Asparrena (Alava, MA 365163), Ayala (Alava, MA 323698), lago Ercina (Asturias, MA 323771), de Peña

de Amboto (Vizcaya MA 52853).

El estudio de los surcos en las saxífragas de este grupo es de suma importancia, sin embargo en el material de herbario se observan en ocasiones con dificultad. Por ello, realizamos un estudio mediante la lupa binocular de varios cortes histológicos a partir de material vivo, y hemos observado dos tipos bien definidos de surcos: surco fino y surco acanalado. El primer tipo aparece como una estrecha depresión a lo largo de los nervios —principalmente centrales del pecíolo y de los segmentos, debido a la ausencia de tejido parenquimático (figuras 2.2 A, B). El segundo tipo se produce por el mayor crecimiento de los tejidos de los márgenes del pecíolo en forma convoluta, por lo que aparentan haberse doblado los márgenes del pecíolo sobre sí mismos (figuras 2.3 A, B). El tipo de surco fino se presenta en *S. intricata*, *S. losae*, *S. moncayensis*, *S. pentadactylis*, y ligeramente en *S. vayredana*, así como en varias especies no incluidas en la presente memoria doctoral: *S. cebennensis*, *S. exarata*, *S. harioti* y *S. pubescens*. No obstante, el surco es tan fino en ocasiones que no se observa claramente sin utilizar la lupa binocular. Por el contrario, el tipo de surco acanalado se encuentra en *S. babiliana*, *S. camposii*, *S. canaliculata*, *S. cuneata*, *S. fragilis*, *S. geranioides*, *S. maderensis*, *S. portosantana* y *S. trifurcata*.

En cambio, otro grupo de especies de las estudiadas en la presente memoria doctoral (*S. cervicornis*, *S. demnatensis*, *S. kitaibelii*, *S. luizetiana*, *S. pedemontana* y *S. prostii*) no presentan ningún tipo de surco, si bien es cierto que sus márgenes se doblan ligeramente hacia el haz.

En *S. canaliculata* y *S. babiliana*, hemos observado que con frecuencia el surco acanalado se prolonga por los segmentos (figura 2.3 B). Sin embargo, en plantas de ambas especies cultivadas en el invernadero dicho surco se suaviza en los segmentos y aparecen los márgenes

ligeramente engrosados. Este aspecto lo muestran ligeramente en las hojas de *S. camposii* subsp. *leptophylla*, tanto en las plantas cultivadas en invernadero como en las silvestres.

Uno de los caracteres que desde antiguo más se ha utilizado para diferenciar especies ha sido la forma de las hojas. En concreto, el contorno del limbo, la forma de los lóbulos y el número de divisiones suelen ser característicos, aunque en muchos táxones afines no son de utilidad para diferenciarlos.

Además, el tipo de ápice de los segmentos resulta también muy propio de cada especie. Distinguimos los siguientes: obtuso, subagudo, agudo, mucronado, atenuado y acuminado.

#### **hojas suprabasilares o primaverales**

La mayor parte del material depositado en los herbarios fue recolectado en el periodo de floración, precisamente cuando las hojas primaverales no se han desarrollado completamente y presentan los caracteres no muy bien definidos. En la mayor parte de las especies suelen ser más alargadas, más estrechas en todas sus partes y presentar mayor número de divisiones que las hojas basilares. Sin embargo, mientras que en unas especies las diferencias con las hojas basilares son extremas —por ejemplo en *S. prostii*— en otras apenas se diferencian unas de otras —*S. losae*, *S. moncayensis*, *S. vayredana*.

En cuanto al resto de los caracteres debemos decir que se manifiestan de forma similar a los de las hojas basilares.

La ramificación del aparato vegetativo depende de la velocidad de desarrollo de la planta. En general las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.) se ramifican de forma más lenta que las especies de la serie *Pentadactylis*. El indumento de los tallos no floríferos de las especies pubescentes es generalmente muy aparente y tanto como en la base del pecíolo de la hoja.

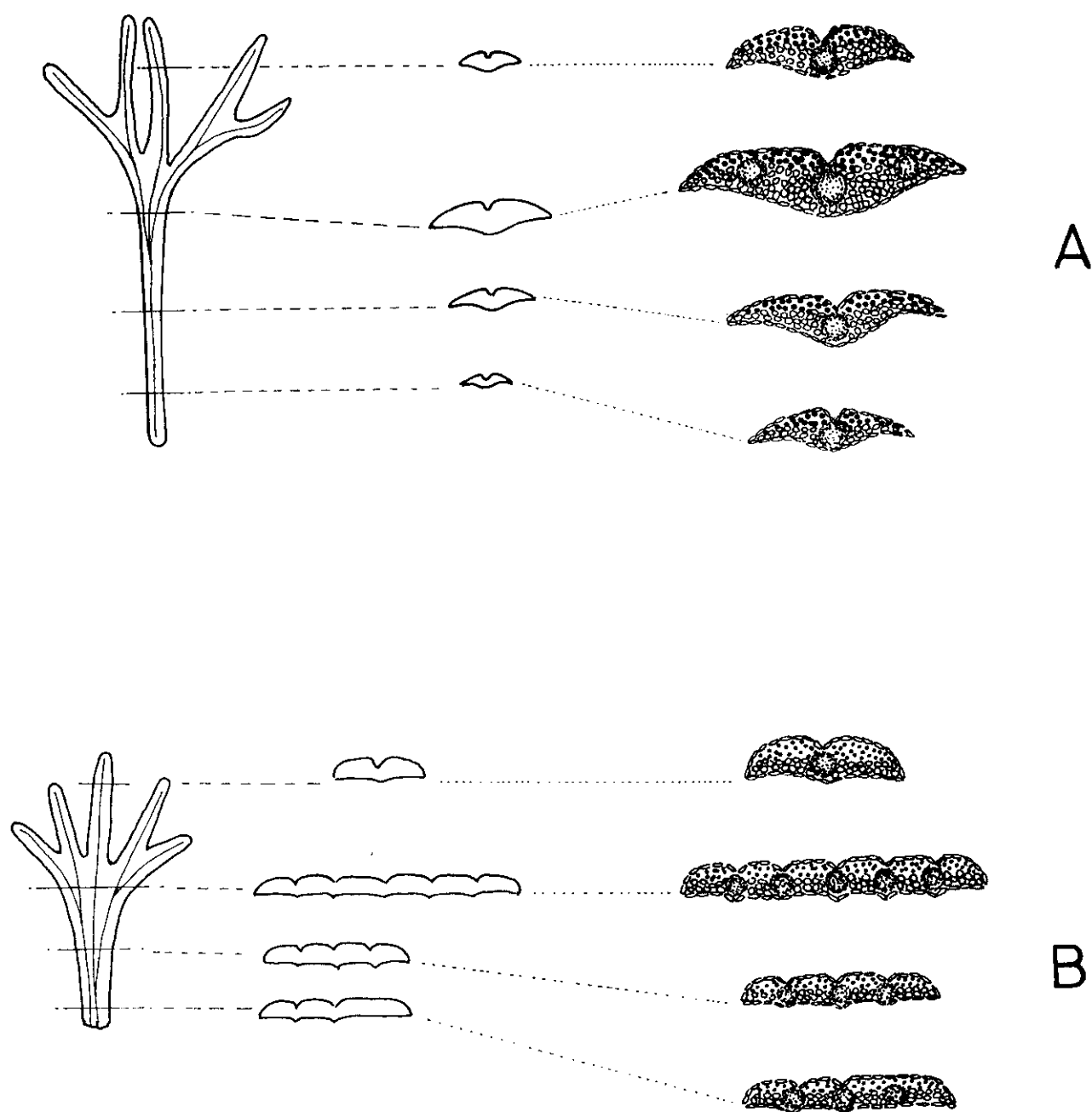
#### **2.3.2.2. Aparato reproductor**

En el tallo florífero distinguimos dos partes: pie de la inflorescencia e inflorescencia (figura 2.1).

El **pie de la inflorescencia** presenta hojas en todas las especies, si bien algunos ejemplares en ocasiones no las desarrollan. Dichas hojas suelen parecerse a las hojas basilares, aunque muy reducidas en todas sus partes.

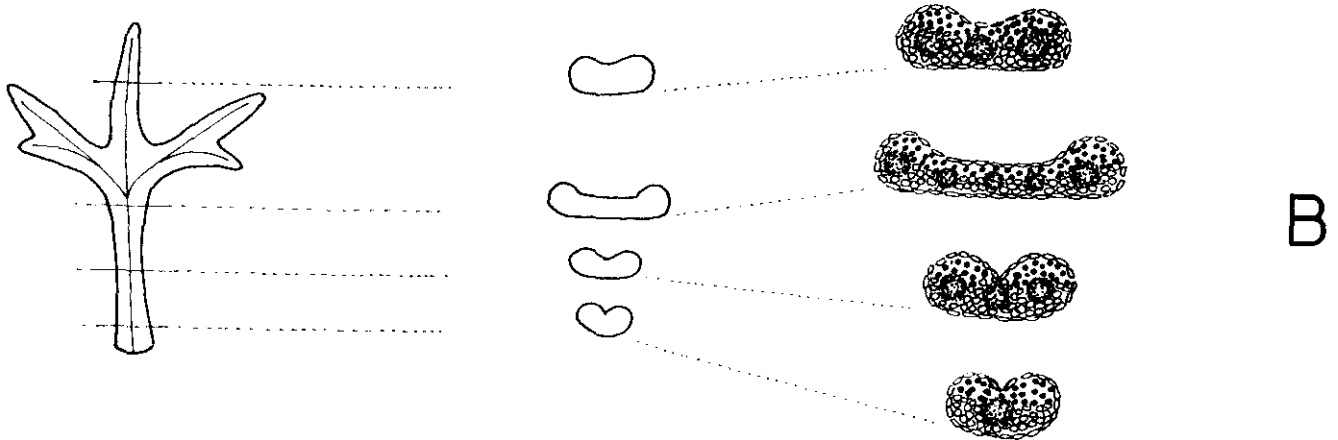
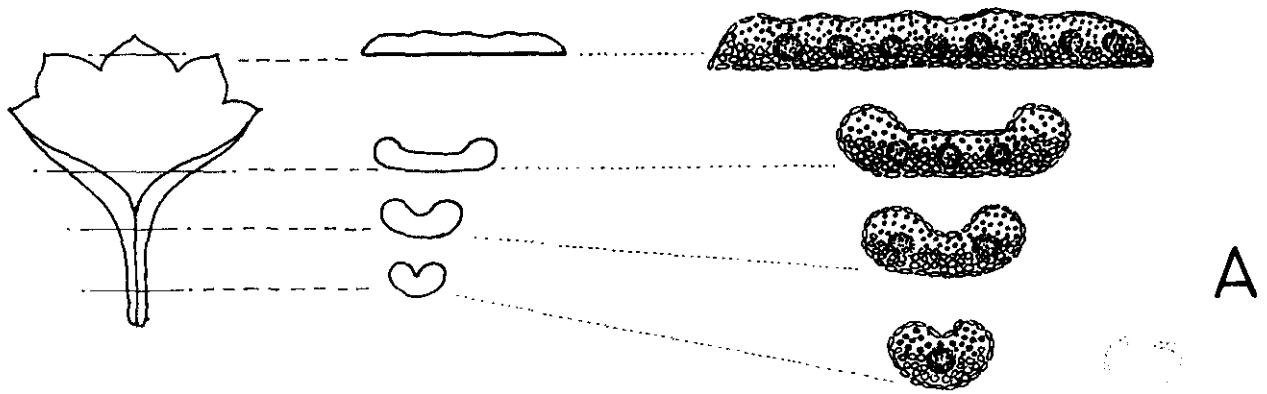
Se ha prestado una especial atención al estudio principalmente de las **inflorescencias**. En un principio, intentamos comprender los tipos de inflorescencias según las definiciones clásicas, principalmente de FONT QUER (1953). Sin embargo, dichas definiciones hacen referencia principalmente al aspecto y no a su tipología u origen. Por ello, acudimos a publicaciones de autores de la escuela tipológica, principalmente WEBERLING (1985, 1988, 1989).

Hemos observado que las inflorescencias de todas las especies son muy similares, si bien existen ciertas peculiaridades. Todas ellas son inflorescencias **monotélicas, compuestas** y con **inflorescencias parciales cimosas**. Según este esquema, las incluiríamos en **panículas** en sentido estricto (WEBERLING 1988: 231). Los ejes principales de todas las inflorescencias, así como los de las sucesivas ramificaciones o paraclados, muestran una tipología sencilla caracterizada por la presencia de perfiles dispersos y de una flor terminal. Aunque la arquitectura de la inflorescencia de las especies estudiadas de *Saxifraga* es bastante elemental, conviene comentar ciertas tendencias que hemos observado en la mayor parte de las especies. 1) La filotaxia es de tipo helicoidal. 2) Existen numerosos perfiles de distinto orden cuyas yemas axilares no se desarrollan (figura 2.4).



**Figura 2.2** Secciones de las hojas de A) *S. pentadactylis* y B) *S. moncayensis*.





**Figura 2.3** Secciones de las hojas de A) *S. cuneata* y B) *S. canaliculata*.

3) Los perfiles de cada ramificación presentan una ligera recaulescencia, que se aprecia tanto por su leve desplazamiento hacia el eje subsiguiente como por un cordón vascular ensanchado que deja tras de sí (figura 2.5 A). 4) Los perfiles de último orden se reúnen a veces con otros más grandes debido al acortamiento de los entrenudos de la última ramificación (figura 2.5 B). 5) El eje principal tiende a acortarse en la zona apical, por lo que parece que las ramificaciones o paraclados de la zona apical surgen de un mismo verticilo —en *S. maderensis* es muy llamativo— (figura 2.4). 6) Existe una ligera tendencia a cambiar de dirección el eje principal cada vez que se produce una ramificación, e incluso cada vez que aparece una hoja caulinar

—particularmente en *S. portosanctana* (véase el *pseudobóstrix* de la figura 2.6)—.

La longitud de las ramificaciones o paraclados varía dentro de cada especie, por lo que el aspecto de la inflorescencia no es muy característico en cada especie. Sin embargo, sobre un esquema inicial de una inflorescencia de aspecto piramidal u ovoidal, algunas especies muestran una clara tendencia a formar corimbos (*S. canaliculata*, *S. camposii*, *S. demnatensis*), antelas (*S. moncayensis*, *S. vayredana*, *S. intricata*), o en *S. portosanctana*, en apariencia, un bóstrix o cima helicoidal (figura 2.6).

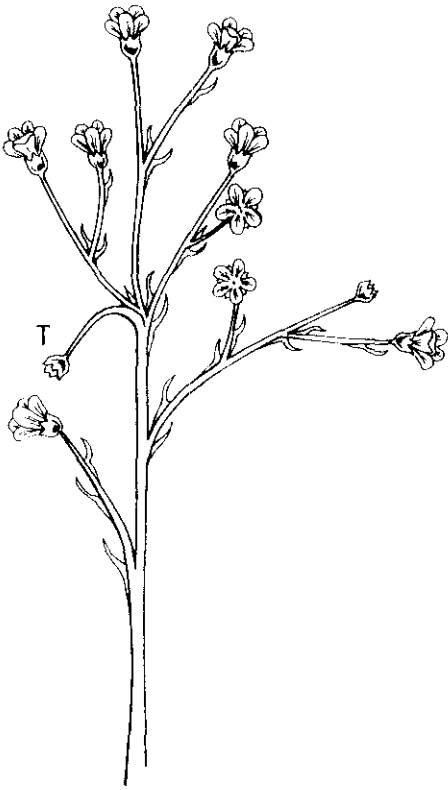
No existen caracteres excluyentes en la tipología de las inflorescencias de las especies de una serie con respecto a la otra serie. Sin embargo, en la serie *Ceratophyllae* (s.str.) las inflorescencias tienen un aspecto en general más laxo, pues las flores poseen paraclados y pedicelos más largos. Dentro de este grupo encontramos un desarrollo de los paraclados más bien de tipo basitónico, lo cual les da el aspecto piramidal u ovoidal que antes comentábamos —como generalmente le ocurre a *S. cuneata*, *S. trifurcata* o *S. babiana*.

Sin embargo, en *S. maderensis* con

frecuencia encontramos una inflorescencia de aspecto mixto, con alguna ramificación basal —que no alcanza la flor terminal del eje principal—, y un grupo de ramificaciones en la parte superior de dicho eje que aparentan crecer desde un mismo verticilo y que superan el nivel de la flor terminal (véase la figura 2.4). En el caso de *S. portosanctana* la presencia de pocas flores en cada inflorescencia —generalmente de 2 a 3—, junto a la articulación del eje principal en forma de "zig-zag", parecen indicar una inflorescencia en bóstrix o cima helicoidal. Sin embargo, una observación más detallada permite apreciar que se trata de un *pseudobóstrix*. La flor terminal del eje principal se sitúa rematando la inflorescencia, y las otras flores surgen de dicho eje —no de sucesivos ejes secundarios, tal y como cabría esperar en una inflorescencia en cima helicoidal o bóstrix (véase la figura 2.6).

En la serie *Pentadactylis* observamos ciertas tendencias de los caracteres inflorescenciales propias de algunas especies, mientras que otros parecen ser más variables. Una de dichas tendencias es la formación de corimbos —especialmente en *S. canaliculata*, *S. camposii*, *S. demnatensis*— o antelas —principalmente en *S. moncayensis*, *S. vayredana* y *S. intricata*—. En las especies que forman corimbos, la aparente inserción de varios paraclados de la parte superior de la inflorescencia en un mismo verticilo, puede dar un aspecto de umbela.

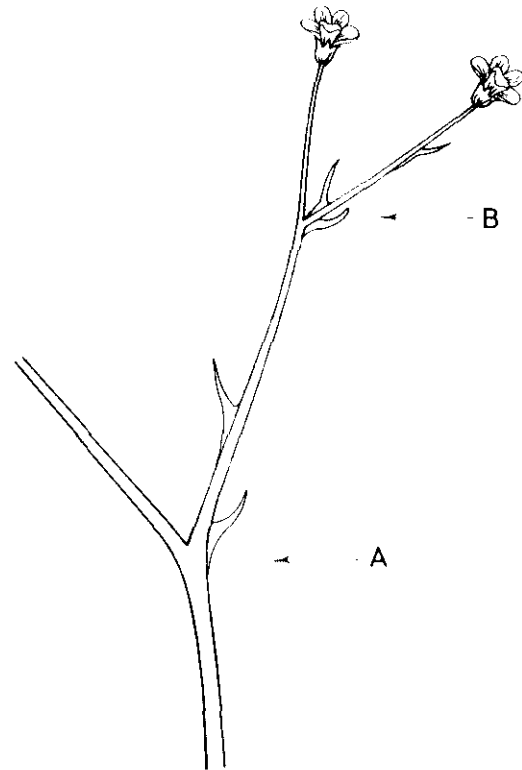
Asimismo, un grupo de 5 especies (*S. pedemontana*, *S. kitaibelii*, *S. prostii*, *S. cervicornis* y *S. geranioides*) suelen presentar una zona corimbosa en la parte superior de la inflorescencia, a la vez que desarrollan largos paraclados corimbosos desde el tercio inferior de la inflorescencia; e incluso en ocasiones algunos de sus individuos desarrollan la primera ramificación desde la base.



**Figura 2.4** Aspecto general de la inflorescencia de *S. maderensis*. (T: flor terminal).

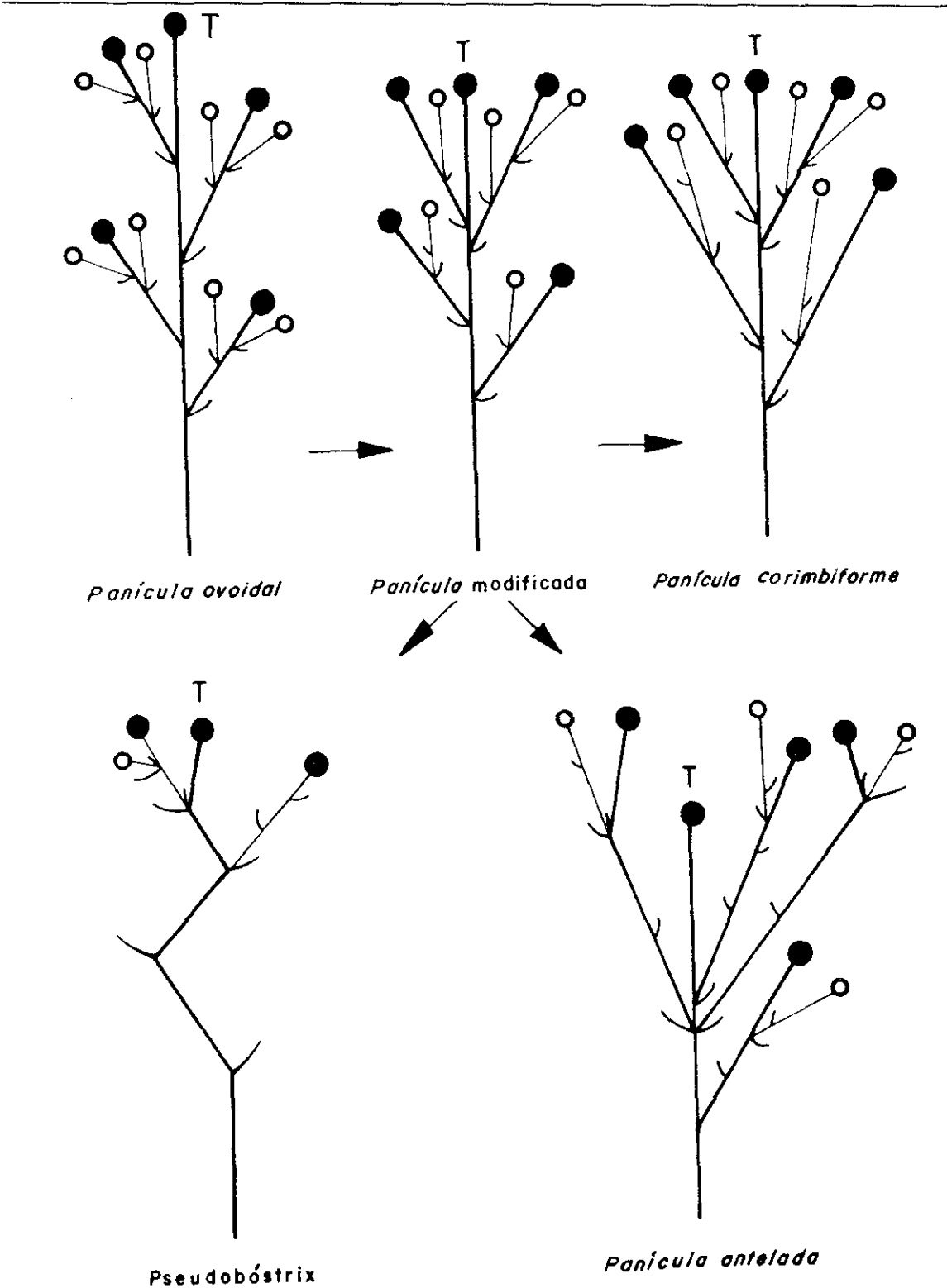
Las 3 especies no mencionadas de esta serie taxonómica muestran una inflorescencia de aspecto más o menos piramidal u ovoidal, aunque en ocasiones presentan una zona corimbosa en el extremo superior de la inflorescencia (en *S. losae*, *S. pentadactylis* y *S. fragilis*) o antelada (en *S. pentadactylis* y *S. losae*).

No hemos realizado estudios histológicos sobre el desarrollo de las yemas de las rosetas. Sin embargo, el característico crecimiento axilar de las inflorescencias de las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.)



**Figura 2.5** Detalle de una inflorescencia de *Saxifraga*. (A: ligera recaulescencia, B: aproximación de perfiles de diferente orden).

se mantiene de forma constante, al igual que el terminal en los táxones de la serie *Pentadactylis* (véase el capítulo 5 "Biología de la reproducción", apartado 5.1.2.). Como ya hemos comentado, raras veces ciertas inflorescencias terminales de especies de la serie *Pentadactylis* presentan algunos paracladios ramificados desde la base del tallo florífero, lo cual da la falsa impresión de que surge más de una inflorescencia por roseta. Dicha anomalía la hemos observado en escasas ocasiones en *S. geranioides*, *S. pedemontana* y *S. kitaibellii* y *S. fragilis*.



**Figura 2.6** Hipotética evolución del aspecto de las inflorescencias en las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.l.). [Con un círculo negro ( ● ) se simbolizan las flores terminales de los paracladios, con una "T" las flores terminales de la inflorescencia, y con un círculo blanco ( ○ ) las flores no terminales].

### 2.3.3. Estudios micromorfológicos

La ornamentación de las semillas de las especies estudiadas presenta algunos patrones comunes. Entre ellos, caben destacarse los siguientes: **1)** Presencia de micropapilas homogéneamente distribuidas, aisladas o reunidas en ocasiones en grupos de 2-6, y generalmente menores de 5  $\mu\text{m}$ . **2)** Presencia de macropapilas de mayor longitud que suelen situarse, en mayor densidad, en la zona distal y dorsal de la semilla. **3)** Presencia de unas costillas dispuestas longitudinalmente cuando aparecen macropapilas, que son más evidentes cuanto más largas son dichas macropapilas.

A continuación describimos la ornamentación de las semillas observadas al M.E.B. de los táxones estudiados —2 fotografías de cada taxon se ilustran en las láminas del final del capítulo—:

#### ***S. babiana***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Costillas bien marcadas. Macropapilas homogéneamente distribuidas sobre las costillas —más largas en la zona distal—. Longitud de las macropapilas de 20–40  $\mu\text{m}$ . (Lámina I, fig. 1 y 2).

#### ***S. camposii* subsp. *camposii***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Costillas bien definidas. Macropapilas siempre presentes, las cuales son más largas en la zona distal pero llegan hasta la zona proximal. Longitud de las macropapilas de 15–35  $\mu\text{m}$ . Lámina I, fig. 3 y 4).

#### ***S. camposii* subsp. *leptophylla***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Costillas bien definidas. Macropapilas siempre presentes, distribuidas principalmente en la zona distal. Longitud de las macropapilas de 15–23  $\mu\text{m}$ . Lámina I, fig. 5 y 6).

#### ***S. canaliculata***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas.

Costillas bien definidas. Macropapilas siempre presentes, distribuidas principalmente por la zona distal. Longitud de las macropapilas de 20–40  $\mu\text{m}$ . (Lámina II, fig. 1 y 2).

#### ***S. cervicornis***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Sin costillas ni macropapilas. (Lámina II, fig. 5 y 6).

#### ***S. cuneata***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Costillas marcadas. Macropapilas dispersas u homogéneamente distribuidas sobre las costillas. Longitud de las macropapilas de 20–22  $\mu\text{m}$ . (Lámina II, fig. 3 y 4).

#### ***S. demnatensis***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Sin costillas, ni macropapilas. (Lámina III, fig. 1 y 2).

#### ***S. fragilis* subsp. *fragilis***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Costillas algo definidas. Con o sin macropapilas, cuando presentes, distribuidas homogéneamente sobre las costillas o en la zona distal. Longitud de las macropapilas de 15–20  $\mu\text{m}$ . (Lámina III, fig. 3 y 4).

#### ***S. fragilis* subsp. *paniculata***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Costillas algo definidas. Con o sin macropapilas, cuando presentes distribuidas homogéneamente sobre las costillas o en la zona distal. Longitud de las macropapilas de 12–20  $\mu\text{m}$ . (Lámina III, fig. 5 y 6).

#### ***S. geranioides***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Sin costillas. Macropapilas ausentes en las poblaciones pirenaicas y presentes en las poblaciones de la Sierra del Montseny. (Lámina IV, fig. 1 y 2).

***S. intricata***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Sin costillas, ni macropapilas —en ocasiones algunas micropapilas son ligeramente más largas de 10  $\mu\text{m}$ —. (Lámina IV, fig. 3 y 4).

***S. kitaibellii***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Sin costillas, generalmente con macropapilas en la zona distal, algunas de ellas bífidas —las semillas de una población carecían totalmente de ellas—. Longitud de las macropapilas de 10–20  $\mu\text{m}$ . Lámina IV, fig. 5 y 6).

***S. losae***

**Ornamentación:** Micropapilas generalmente aisladas —en ocasiones reunidas en grupos de 2, 3 ó 4—. Sin costillas o con ellas ligeramente marcadas. Macropapilas distribuidas al menos en la zona distal —en ocasiones llegan a zona proximal—. Longitud de las macropapilas de 12–15  $\mu\text{m}$ . (Lámina V, fig. 1 y 2).

***S. luizetiana***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Sin costillas, ni macropapilas.

**Observaciones:** las semillas del único material disponible (material tipo) no están totalmente maduras, por lo que los caracteres son aproximados. (Lámina V, fig. 3 y 4).

***S. maderensis***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Costillas bien marcadas o ligeramente marcadas. Macropapilas homogéneamente distribuidas sobre las costillas o dispersas. Longitud de las macropapilas de 10–15  $\mu\text{m}$ . (Lámina V, fig. 5 y 6).

***S. moncayensis***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Sin costillas o con ellas ligeramente marcadas. Macropapilas distribuidas al menos en la zona distal —en ocasiones llegan a zona proximal—. Longitud de las macropapilas de 12–20  $\mu\text{m}$ . (Lámina VI, fig. 1 y 2).

***S. pedemontana***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Sin costillas, ni macropapilas. (Lámina VI, fig. 3 y 4).

***S. pentadactylis* subsp. *pentadactylis***

**Ornamentación:** Micropapilas generalmente aisladas —en ocasiones reunidas en grupos de 2–4(6)—. Sin costillas, ni macropapilas. (Lámina VI, fig. 5 y 6).

***S. pentadactylis* subsp. *willkommiana***

**Ornamentación:** Micropapilas generalmente aisladas —en ocasiones reunidas en grupos de 2—. Sin costillas, ni macropapilas. (Lámina VII, fig. 1 y 2).

***S. pentadactylis* subsp. *almanzorii***

**Ornamentación:** Micropapilas generalmente aisladas —en ocasiones reunidas en grupos de 2 ó 4—. Sin costillas, ni macropapilas. (Lámina VII, fig. 3 y 4).

***S. portosanctana***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Costillas marcadas. Macropapilas homogéneamente distribuidas sobre las costillas. Longitud de las macropapilas de 15  $\mu\text{m}$ . (Lámina VII, fig. 5 y 6).

***S. prostii***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Costillas bien definidas. Macropapilas de 20–30  $\mu\text{m}$  de longitud. (Lámina VIII, fig. 1 y 2).

***S. trifurcata***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Costillas bien marcadas. Macropapilas homogéneamente distribuidas sobre las costillas —más largas en la zona distal—. Longitud de las macropapilas de 25–40  $\mu\text{m}$ . (Lámina VIII, fig. 3 y 4).

***S. vayredana***

**Ornamentación:** Micropapilas aisladas. Costillas algo definidas. Macropapilas de 15–20  $\mu\text{m}$  de longitud. (Lámina VIII, fig. 5 y 6).

## 2.4. DISCUSION

### 2.4.1. Ciclo biológico

No conocemos ninguna descripción completa del ciclo biológico de las especies estudiadas por nosotros. Tampoco conocemos ninguna descripción del desarrollo de las primeras inflorescencias de las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.l.). Por ello, creemos que aportamos la primera descripción de su ciclo biológico.

### 2.4.2. Estudios macromorfológicos

#### 2.4.2.1. Aparato vegetativo

Inicialmente LUIZET enuncia (1910: 547) y describe (1931: 157) 4 tipos de **hojas**, clasificación que ha utilizado recientemente FERNANDEZ ARECES (1990: 259). Además de las hojas secas de años anteriores, ambos autores distinguen en el "tronco hojoso" las hojas infrabasilares, basilares y suprabasilares. Las *infrabasilares* serían las hojas amarillentas originadas de "rosetas estériles anteriores" y constituyen la parte inferior de la roseta florífera; las *basilares* serían hojas verdes que se originaron en primavera a partir las hojas infrabasilares y se sitúan en la base del tallo florífero; y las *suprabasilares* serían hojas cuyo origen es un brote situado en la axila de una hoja basilar superior.

Esta clasificación puede ser útil para describir la situación que uno se encuentra al estudiar material de herbario. Sin embargo, nuestras detalladas observaciones de ejemplares cultivados en invernadero, donde las estaciones se suavizan mucho, nos permiten llegar a la siguiente conclusión: en realidad puede hablarse solo de dos tipos de hojas que dependen de la época del año en que se han desarrollado y no tanto de su posición en la planta. Las hojas que se desarrollan durante la primavera – normalmente las suprabasilares – lo hacen rápidamente tras el letargo invernal; se alargan, se estrechan y aumentan el número

de divisiones en comparación con las desarrolladas en otros periodos.

Por tanto, las hojas pudieran ser clasificadas por su morfología en hojas basilares o de crecimiento lento –las hojas infrabasilares más las basilares de LUIZET (1931: 157)– y hojas suprabasilares o primaverales –las denominadas de igual forma por LUIZET (l.c.)–.

Sin duda alguna, las hojas aportan el mayor número de caracteres para identificar los ejemplares de las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.l.). Además del tamaño y forma, uno de los caracteres más relevantes es tanto la presencia o ausencia de surcos sobre las hojas, como el tipo de surco. El primer autor que utilizó de una forma sistemática el carácter del surco foliar fue LUIZET a lo largo de todas sus publicaciones. Posteriormente, ENGLER & IRMSCHER (1916) mencionaron dicho carácter en la descripción de numerosos táxones. LUIZET (1931: 160, 191–195) en su clasificación general volvió a considerar este carácter, empleándolo como criterio para distinguir 3 grupos naturales: plantas sin surco ("Asulcatae"), plantas con surco solo sobre el pecíolo ("Hemisulcatae") y plantas con surcos hasta la extremidad del limbo ("Holosulcatae"). Por su parte, WEBB (1964, 1989, 1993) lo utilizó simplemente para identificar especies. A su vez, FERNANDEZ ARECES & AL. (1993: 61) distinguieron dos tipos de surco en especies de las "grex *Ceratophyllae*" y "grex *Exarato-Moschatae*", sin embargo la explicación dada es un tanto confusa y no se correlaciona claramente con la clasificación natural propuesta de LUIZET (1931: 191–195).

Nosotros hemos observado que la clasificación de LUIZET (l.c.) se corresponde con grupos naturales, pero la interpretación del tipo de surco que dió este autor no fue del todo precisa.

A nuestro juicio, existen dos tipos de surco cuya diferenciación se basa en características morfológicas e histológicas: surcos finos, principalmente sobre los

nervios centrales –los presentados por las especies incluidas por LUIZET (l.c.) en "Holosulcatae"– y surcos acanalados sobre el pecíolo –denominadas por LUIZET (l.c.) "Hemisulcatae"–.

FUENTE & SANCHEZ MATA (1988) utilizan un carácter histológico para distinguir las poblaciones de *S. pentadactylis* del Sistema Ibérico de las del Sistema Central. Sin embargo, tras los cortes histológicos que hemos realizado, no apreciamos –como tampoco lo hacen FERNANDEZ ARECES & AL. (1993: 104)– la presencia constante de clorénquima en ambas caras del pecíolo en las primeras. Generalmente, el clorénquima aparece en la cara adaxial del pecíolo de todas las poblaciones de *S. pentadactylis*.

El ápice de los segmentos foliares ha sido utilizado con gran acierto en claves de identificación de especies o grupos de especies. Principalmente ENGLER & IRMSCHER (1916: 318–319), LUIZET (1931: 192–195) y WEBB (1964: 364–367) emplearon en sus claves dicotómicas, así como en las subsiguientes descripciones, fundamentalmente la presencia o no de ápices mucronados.

Nosotros, hemos seguido en este aspecto las revisiones de DILCHER (1974) y HICKEY (1979: 29), por lo que hemos variado el concepto de algunos términos. Lo más reseñable por nuestra parte es que reservamos la denominación de segmentos mucronados únicamente para los lóbulos de *S. cuneata*, mientras que los lóbulos de especies como *S. canaliculata*, *S. camposii*, *S. babiana* y *S. trifurcata* que los monógrafos mencionados consideran mucronados, creemos que es más correcto denominarlos acuminados.

A lo largo de nuestros estudios hemos comprobado que carácter del ápice es bastante constante. Dentro de esta situación consideramos que los ápices obtusos, subagudos y agudos constituyen una morfología con cierta homogeneidad, en comparación con los ápices atenuados,

acuminados y mucronados, que suponen la aparición de un lóbulo agudizado por un apéndice.

En lo que respecta al indumento, corroboramos los resultados dados a conocer por GORNALL (1986), aunque dicho autor trata someramente las especies estudiadas por nosotros. Clásicamente la presencia de tricomas, así como el tipo y tamaño de los mismos, ha servido a ciertos autores para basar la clasificación de algunos grupos conflictivos.

Si atendemos el criterio ontogenético –uno de los dos básicos para polarizar caracteres en cladística– la presencia de tricomas sería un estado primitivo y su ausencia derivado, pues las primeras hojas en el estado de plántula son pelosas. Asimismo, ciertos órganos de algunas plantas adultas en las especies glabras tienen tendencia a desarrollar tricomas; en concreto los pedicelos e hipanto –tal y como ya indicara WEBB (1989: 5)–, así como en los brotes jóvenes foliares. Incluso las hojas de ciertos ejemplares de *S. trifurcata* desarrollan largos tricomas, observación que ya dió a conocer FERNANDEZ ARECES & AL. (1993: 101).

Por otra parte, discrepamos de FERNANDEZ ARECES & AL. (1993: 51) cuando consideran el pecíolo como "la porción comprendida entre la base de la hoja y el punto de ramificación del nervio que recorre el pecíolo", pues en numerosas ocasiones el pecíolo se diferencia claramente de la lámina y sin embargo la nerviación del mismo se ha ramificado antes.

#### 2.4.2.2. Aparato reproductor

El característico crecimiento de las inflorescencias de las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.) pudiera explicarse por un fenómeno de **proliferación** (WEBERLING 1989: 257). Según diversos autores, la proliferación consiste en que la



yema apical de la inflorescencia retoma continuamente el crecimiento vegetativo de la planta. WEBERLING (1988: 230) indicó que ciertos géneros (*Plantago*, *Phyllactis*) muestran ejes principales indefinidos en los que la roseta de crecimiento forma periódicamente zonas estériles y zonas fértiles; entonces, únicamente las yemas de las axilas de las hojas de las zonas fértiles producen inflorescencias. Posteriormente, se han descrito diversos tipos de proliferación para otros géneros muy alejados filogenéticamente (*Ananas*, *Callistemon*, *Melaleuca*, *Carex*, etc.). Por tanto, se trata de un carácter muy extendido, que nosotros hemos observado —además de en las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.)— en ciertas especies de otros géneros (*Silene legionensis*, *Viola riviniana*).

LUIZET (1931: 191–195), en su clasificación de la antigua sección *Dactyloides*, atribuyó un excesivo valor taxonómico al número de hojas en el pie de la inflorescencia, ya que lo usó para segregar, al principio de su clave dicotómica, dos amplios grupos: grupo "*Multifoliae*" y grupo "*Paucifoliae*". Nosotros, al igual que ENGLER & IRMSCHER (1916) y todos los autores posteriores, hemos observado una gran variabilidad en el número de hojas que se desarrollan a lo largo de dicho pie.

Sobre el estudio de la arquitectura y derivación de las inflorescencias de especies del género *Saxifraga*, no conocemos ningún trabajo global o parcial. La descripción de las inflorescencias realizada por diversos autores, se basa en criterios clásicos, y en ningún caso se intenta estudiar su arquitectura desde una perspectiva tipológica o que contemplara sus posibles derivaciones.

La arquitectura originaria de la inflorescencia que podríamos deducir —a la luz de las observaciones realizadas— parece corresponder a una panícula piramidal u ovoidal. A partir de dicha estructura, las distintas especies presentan ciertas tendencias propias, aunque coinciden en

general en la falta de desarrollo de las yemas de algunos perfiles, en el alargamiento de algunos paraclados y en el acortamiento de la zona distal del eje principal. De acuerdo con estas tendencias hemos ideado una posible derivación los distintos tipos de inflorescencias presentes en la serie a partir de una panícula ovoidal (figura 2.6).

### 2.4.3. Estudios micromorfológicos

La aplicación del M.E.B. al estudio de la micromorfología de la testa seminal ha permitido en las últimas décadas el acopio de considerable cantidad de información sobre el género. Uno de los primeros artículos fue el de CONOLLY (1976), quien utilizó el M.E.B. para la identificación de *S. granulata* L. Posteriormente, KRACH (1976) cotempla los caracteres seminales del género en el contexto del Orden *Crassulales*. KAPLAN (1981) estudia sistemáticamente la morfología seminal de 200 especies del género, entre las que incluye 4 especies de nuestro grupo de estudio (*S. pedemontana*, *S. demnatensis*, *S. geranioides*, *S. maderensis*). Nosotros (VARGAS & LUCEÑO 1988: 129) aportamos un carácter seminal para distinguir dos especies frecuentemente confundidas (*S. pentadactylis* y *S. losae*). Sin embargo, el trabajo en el que más especies de nuestro grupo se han estudiado, fue publicado por FERNANDEZ ARECES & AL. (1988), y en él se analizaron 11 especies de la serie *Ceratophyllae* (s.l.).

Coincidimos con FERNANDEZ ARECES & AL. (l.c.: 265) en considerar dos tipos de estructuras de la ornamentación secundaria. Por un lado, micropapilas, que son fácilmente distinguibles por su homogeneidad y tamaño menor de 10  $\mu\text{m}$ . Por otro, macropapilas cuyas longitudes varían, incluso dentro de una misma semilla, aunque se distinguen claramente en la

mayor parte de los casos de las micropapilas. FERNANDEZ ARECES & AL. (1981: 271) distinguen, además, dos tipos de micropapilas ["netamente diferenciables (15–39 x 14–30  $\mu\text{m}$ )" y "no netamente diferenciables (13–18 x 15–25  $\mu\text{m}$ )"]; esta distinción es, en algún caso como el de *S. camposii*, inapropiada ya que las papilas de esta especie tienen longitudes intermedias que se solapan con las de ambos tipos (15–35  $\mu\text{m}$  de longitud). No obstante, a excepción de *S. camposii*, las macropapilas de las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) se corresponden aproximadamente a la calificación nuestra de largas macropapilas (superiores a 20  $\mu\text{m}$  de longitud) y cortas macropapilas (inferiores a 20  $\mu\text{m}$  de longitud).

La utilidad taxonómica de la testa a nivel de serie es muy limitada: todas las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.) presentan macropapilas, mientras que las especies de la serie *Pentadactylis* pueden presentarlas (*S. canaliculata*, *S. camposii*, *S. fragilis*, *S. losae*, *S. vayredana*, *S. kitaibelii*, *S. prostii*, *S. geranioides*) o no (*S. fragilis*, *S. pentadactylis*, *S. intricata*, *S. pedemontana*, *S. kitaibelii*, *S. demnatensis*, *S. geranioides*). Dentro de esta última serie taxonómica no hemos encontrado ni un solo carácter de la ornamentación de la testa que segregue subgrupos de especies; es más, algunas especies muestran macropapilas en unas poblaciones y no en otras (*S. fragilis*, *S. kitaibelii*, *S. geranioides*).

Al margen de tales excepciones, dentro de cada especie, la presencia o ausencia de macropapilas es un carácter generalmente constante que puede ayudar a discriminar unas especies de otras afines. Valgan como ejemplo las especies que numerosos autores han encuadrado dentro de *S. pedemontana* (s.l.), es decir *S. pedemontana*, *S. kitaibelii*, *S. cervicornis*, *S. prostii* y *S. demnatensis*. De todas ellas, *S. prostii* presenta siempre largas macropapilas (20–30  $\mu\text{m}$ ), *S. pedemontana*, *S. cervicornis* y *S. demnatensis* nunca lo hacen, y en *S. kitaibelii*, unas poblaciones las desarrollan

ligeramente (12–15  $\mu\text{m}$ ) y otras no.

En el amplio estudio realizado por KAPLAN (1981) se explica la estructura celular de la ornamentación de las semillas, y se describe la ornamentación seminal de especies de numerosas secciones y series, incluidos algunos táxones de nuestro grupo. Nosotros hemos corroborado las observaciones de (KAPLAN 1988: 37) referentes a *S. geranioides*, *S. demnatensis*, *S. maderensis* (incluida *S. pickeringii*) y *S. prostii*.

En conjunto, nuestros resultados coinciden a su vez con los aportados por FERNANDEZ ARECES & AL. (1988). Sin embargo, ciertos caracteres que han sido utilizados por dichos autores (1988: 271–272) –tales como la densidad de micropapilas o la agrupación de las mismas–, no nos parecen de gran validez taxonómica. Por ejemplo, dichos autores en otro trabajo (DIAZ GONZALEZ & AL. 1990: 72–73) apreciaron micropapilas aisladas en "*S. willkommiana* s.l." frente a reunidas de 2 a 6, en *S. pentadactylis*. Sin embargo, nosotros no hemos confirmado en absoluto dicho carácter (véanse las láminas VI y VIII). Es más, creemos que el número de micropapilas por superficie pudiera no depender de factores intrínsecos, sino de factores tales como el grado de madurez de la semilla, el vigor de la flor, la disposición de las semillas en la cápsula, etc.

Por otra parte, según FERNANDEZ ARECES & AL. (1990: 267) las semillas de *S. losae*, procedentes de Arnedo (La Rioja) estudiadas a partir de material del herbario SALA, solo presentan micropapilas; sin embargo, nosotros hemos recolectado semillas de dicha localidad en las que observamos al M.E.B. escasísimas macropapilas en la zona distal.

En cuanto a la micromorfología del polen, no hemos emprendido ningún estudio de las especies tratadas en la presente memoria doctoral. La razón fundamental es el escaso valor taxonómico

que cabe atribuir a este carácter después del estudio de FERGUSON & WEBB (1970: 307) sobre las especies de la antigua y amplia sección *Dactyloides*. En dicho trabajo se analizaron, entre otros, pólenes de algunas de nuestras especies (*S. camposii*, *S. fragilis*, *S. geranioides*, *S. intricata*, *S. pedemontana* y *S. trifurcata*), en las que se observó invariablemente el mismo tipo de polen que en el resto de las especies de la sección.

Posteriormente, alguna característica palinológica de *S. camposii* fue aportada por CANDAU (1987), y por REDONDO & HORJALES (1993), que dan unos datos muy marginales de algunas saxífragas de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) (*S. canaliculata*, *S. pentadactylis* y *S. trifurcata*) obtenidos por microscopía electrónica de barrido.

## 2.5. CONCLUSIONES

### 2.5.1. Estudios macromorfológicos

#### 2.5.1.1. Aparato vegetativo

La mayor parte de las especies desarrollan un aparato vegetativo denso o laxo de tipo pulvinar.

Los caracteres más relevantes del aparato vegetativo, desde un punto de vista taxonómico, se encuentran en las hojas. En concreto, las hojas basales o de crecimiento lento muestran dichos caracteres de manera más definida que otras. A continuación indicamos los caracteres más relevantes, los cuales se describen pormenorizadamente para cada taxon en el capítulo 7 "Tratamiento taxonómico".

El contorno de la hoja muestra una importante variabilidad en todo el grupo -va desde circular a cuneado-, pero dentro de cada taxon hemos observado que mantiene unas pautas más o menos claras. El número de segmentos foliares también es bastante variable en el grupo -desde hojas casi enteras en *S. losae* a hojas de hasta 30 lóbulos en *S. geranioides*-. Pero asimismo,

las hojas de cada taxon suelen desarrollar un número de segmentos que fluctúa dentro de un estrecho margen. Entre algunos táxones se puede utilizar, de manera comparativa, la división del segmento central como índice de un mayor grado de división de la lámina, y viceversa.

El ápice de los segmentos foliares muestra gran constancia en cada taxon, por lo que hemos considerado 6 formas principales: obtuso, subagudo, agudo, atenuado con un apículo, acuminado y mucronado. Además, las 3 primeras parecen mostrar afinidades reales entre sí, en comparación con los ápices atenuados, acuminados y mucronados, que suponen la aparición de un lóbulo agudizado por un apéndice.

El pecíolo no aparece bien definido en las hojas de muchos táxones -principalmente en *S. losae* y *S. moncayensis*-, mientras que en otros se distingue claramente de la lámina -especialmente en *S. maderensis* y *S. geranioides*.

El tipo de surco se ha revelado como carácter de gran valor taxonómico. Hemos diferenciado morfológica e histológicamente entre surco fino sobre los nervios de la lámina y pecíolo, que presentan *S. intricata*, *S. losae*, *S. moncayensis*, *S. pentadactylis* y *S. vayredana*) y surco acanalado sobre el pecíolo, que presentan *S. babiliana*, *S. canaliculata*, *S. camposii*, *S. cuneata*, *S. fragilis*, *S. geranioides*, *S. maderensis*, *S. portosantana* y *S. trifurcata*. Otro grupo de especies, en cambio, no mostró surcos en la hoja (*S. cervicornis*, *S. demnatensis*, *S. pedemontana*, *S. kitaibelii* y *S. prostii*).

El indumento es otro carácter sumamente característico de cada especie. Si excluimos las especies glabras, podemos encontrar dos grupos de táxones según la longitud y, por ende, número de células de los tricomas. Un primer grupo (*S. moncayensis*, *S. vayredana* y *S. intricata*) desarrolla tricomas glandulíferos cortos formados principalmente por menos de 4 células, mientras que otro grupo de táxones (*S. pedemontana*, *S. kitaibelii*, *S.*

*cervicornis*, *S. prostii*, *S. demnatensis*, *S. geranioides*, *S. babiana* y *S. maderensis*) desarrolla tricomas glandulíferos con más de 5 células. Comoquiera que todas las plantas glabras desarrollan en sus estadios juveniles tricomas, hemos considerado que la glabrescencia debe ser un carácter derivado.

Por último, si atendemos a la consistencia foliar se pueden distinguir principalmente 3 tipos de hojas. Aunque se trata de una característica foliar que las plantas pueden modificar según las condiciones locales de su hábitat, existen hojas más bien coriáceas en *S. canaliculata*, *S. camposii*, *S. trifurcata*, *S. babiana*, *S. cuneata* y *S. portosanctana*, rígidas en *S. fragilis*, *S. pentadactylis*, *S. losae*, *S. intricata*, *S. cervicornis*, *S. prostii*, *S. demnatensis* y *S. maderensis*, y blandas en *S. moncayensis*, *S. vayredana*, *S. pedemontana*, *S. kitaibelii* y *S. geranioides*.

### 2.5.1.2. Aparato reproductor

No hemos observado ninguna población que presente un crecimiento del tallo florífero diferente al descrito como característico de las series *Ceratophyllae* (s.str.) y *Pentadactylis* (véase el apartado 5.1.2.). El fenómeno de proliferación propuesto por WEBERLING (1988: 230) para explicar el característico crecimiento axilar de los tallos de las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.) parece el más adecuado de los encontrados en la bibliografía.

Las conclusiones taxonómicas obtenidas a partir de las características de la inflorescencia son más bien escasas, pues las de la mayor parte de las especies tan solo presentan ciertas tendencias que, en la mayor parte de los casos, son poco consistentes. No obstante, en algunas especies las inflorescencias son muy peculiares, especialmente en *S. portosanctana* (*pseubóstrix*). En cualquier caso, todas se corresponden con el tipo

panícula. Como consecuencia de ello, en las descripciones de cada taxon (capítulo 7 "Tratamiento taxonómico", apartado 7.3.) denominamos a todas las inflorescencias como panículas, y especificamos con un adjetivo el aspecto de las mismas (ovoidal, corimbiforme, antelada).

Otro carácter de interés ha resultado ser la longitud de los pétalos, y la relativa a los sépalos. Dentro de la serie *Pentadactylis* hemos encontrado un grupo de especies con pétalos generalmente menores de 6 mm (*S. pentadactylis*, *S. losae*, *S. moncayensis*, *S. vayredana* y *S. intricata*), otro con pétalos generalmente entre 6 y 9 mm (*S. canaliculata*, *S. camposii* y *S. fragilis*) y un tercer grupo con pétalos mayores de 9 mm (*S. pedemontana*, *S. kitaibelii*, *S. cervicornis*, *S. prostii* y *S. demnatensis*). En cambio, las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.) muestran mayor variabilidad para este carácter.

### 2.5.2. Estudios micromorfológicos

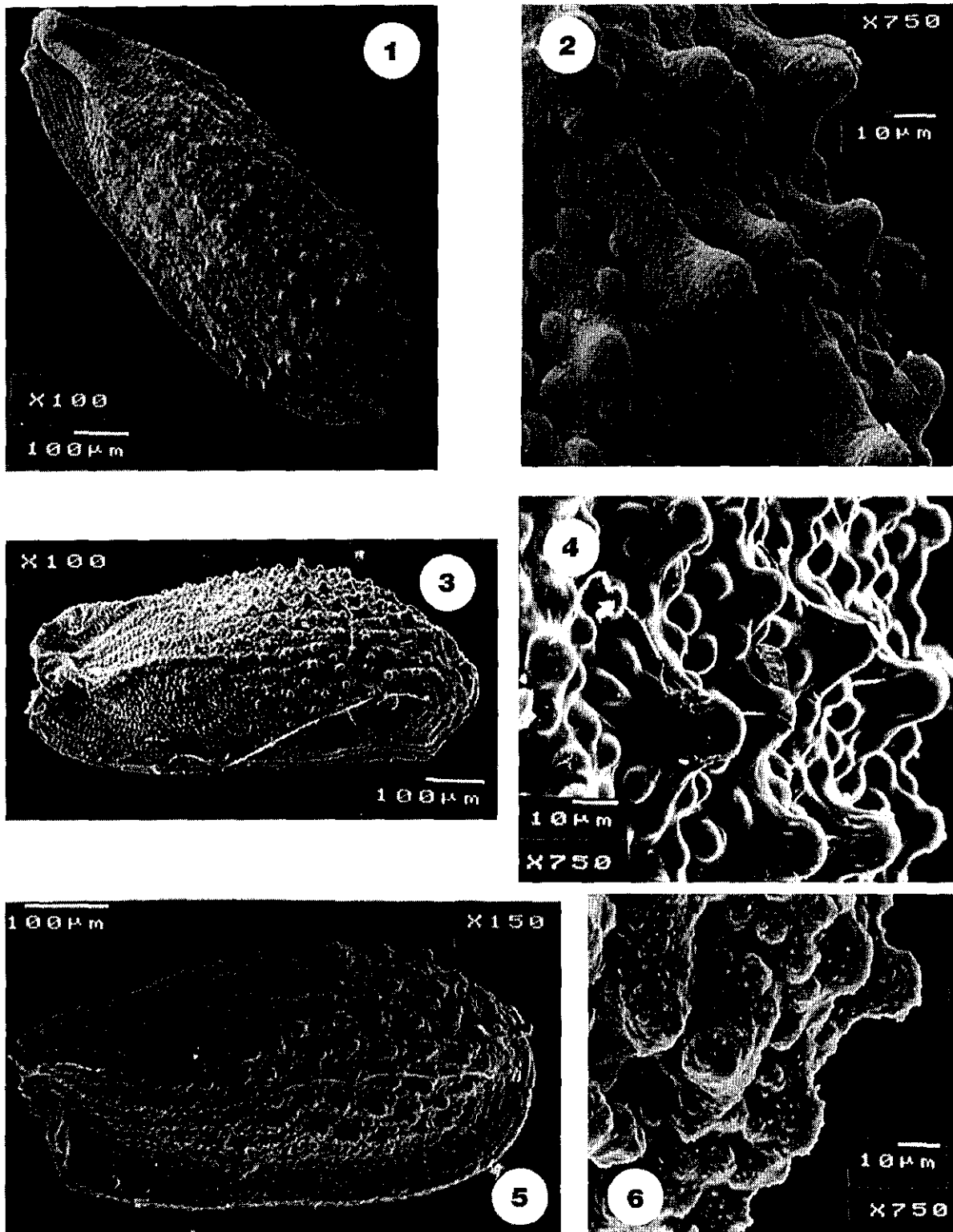
Todas las especies presentan micropapilas como ornamentación de la texta seminal, sin embargo solo algunas desarrollan macropapilas. De una manera aproximada pudieran clasificarse todas las especies según dos tipos de macropapilas: largas (de longitud superior a 20  $\mu\text{m}$ ) y cortas (inferior a 20  $\mu\text{m}$ ), a excepción de las de *S. camposii*. Otros caracteres como la densidad de micropapilas o el agrupamiento de las mismas no parecen de suficiente consistencia.

Las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.) presentan siempre macropapilas. En las especies de la serie *Pentadactylis* encontramos 3 casos: especies que nunca desarrollan macropapilas (*S. pentadactylis*, *S. intricata*, *S. pedemontana*, *S. cervicornis*, *S. demnatensis* y *S. luizetiana*), especies que siempre presentan macropapilas (*S. camposii*, *S. canaliculata*, *S. losae*, *S.*

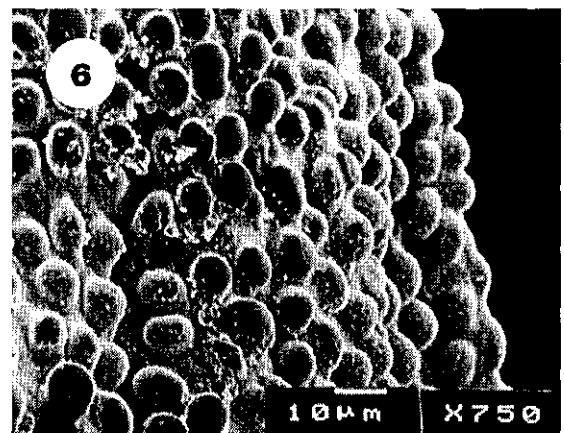
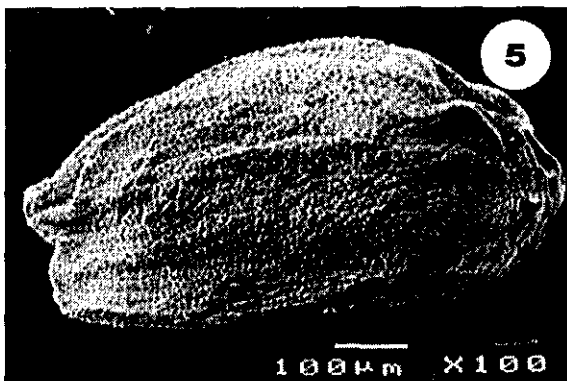
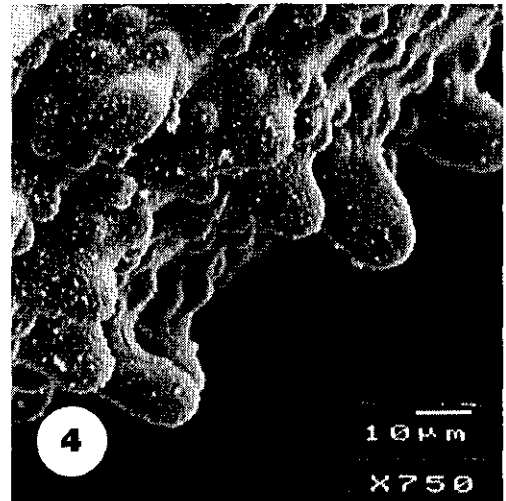
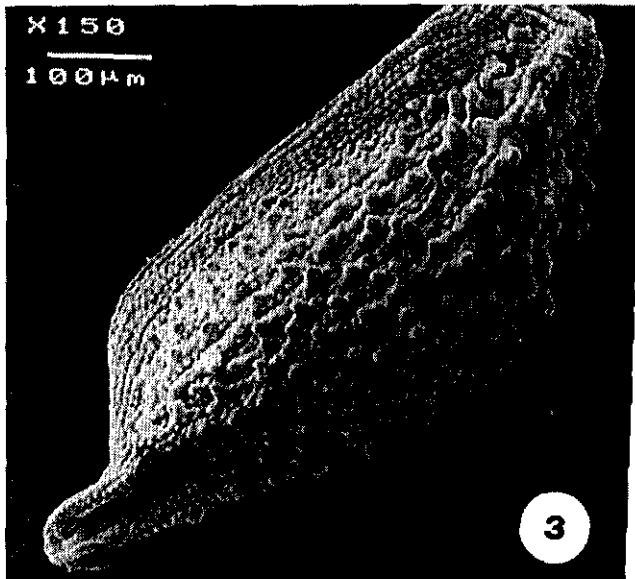
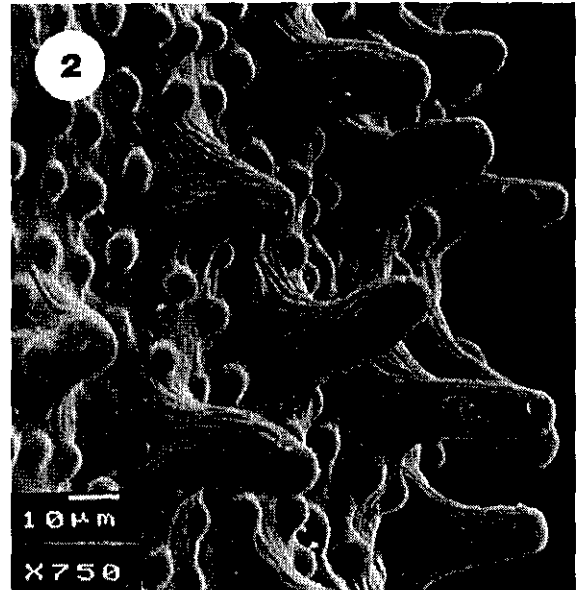
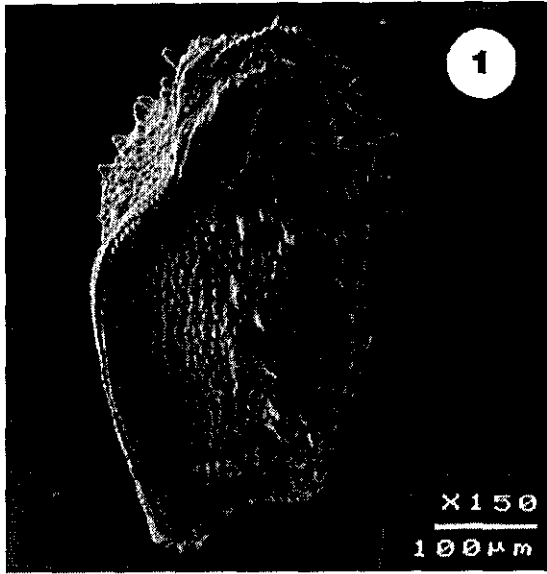
---

*moncayensis*, *S. vayredana* y *S. prostii*), y especies con poblaciones que desarrollan macropapilas y otras que no (*S. fragilis*, *S. kitaibelii* y *S. geranioides*).

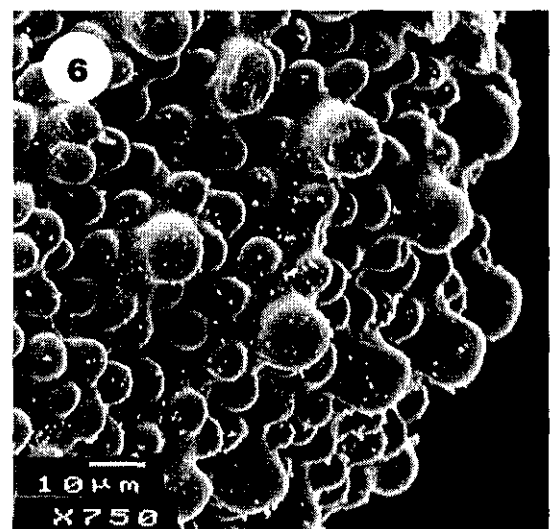
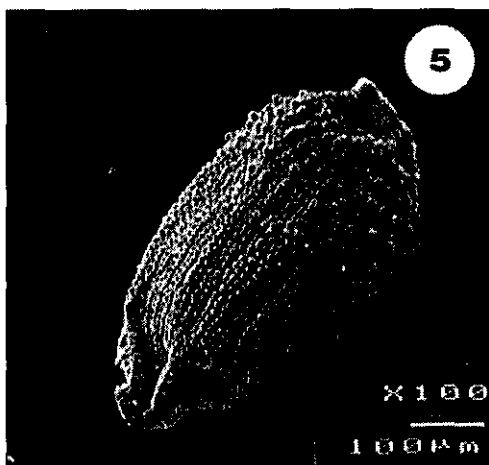
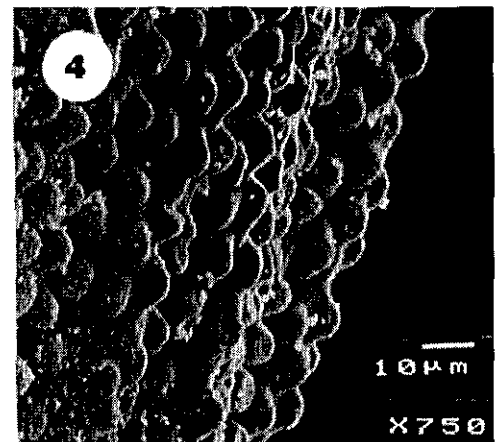
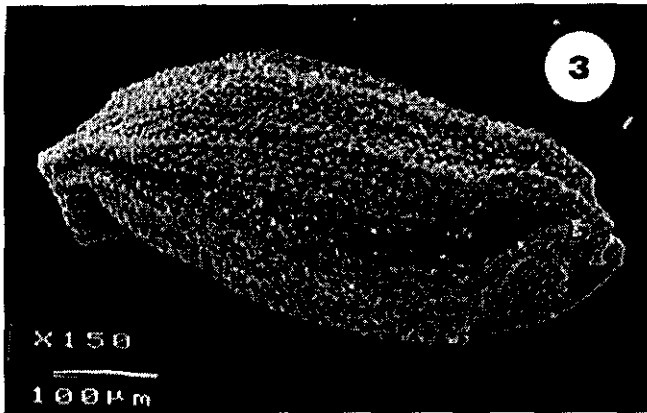
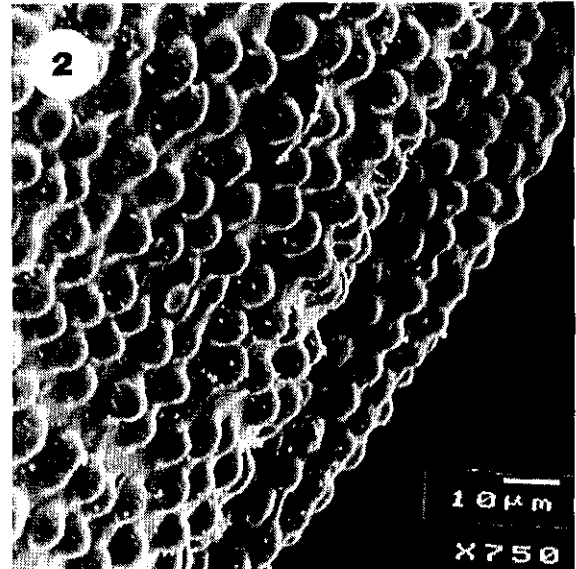
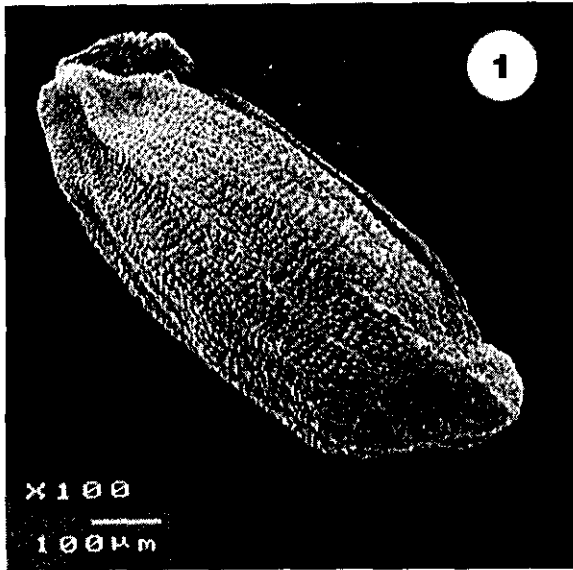
Por tanto, la presencia de macropapilas aparece en distintos táxones de forma independiente.



**Lámina I.** Microfotografías al M.E.B. de: **1)** y **2)** *S. babiana* (LEON: Truébano). **2)** y **3)** *S. camposii* subsp. *camposii* (JAEN: Sierra de Mágina). **5)** y **6)** *S. camposii* subsp. *leptophylla* (JAEN: Sierra de Segura).

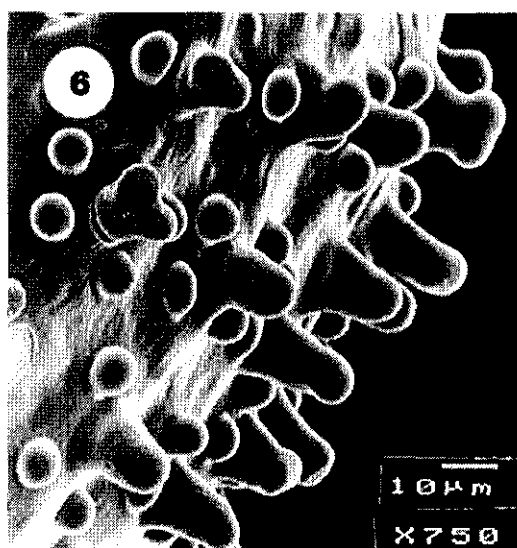
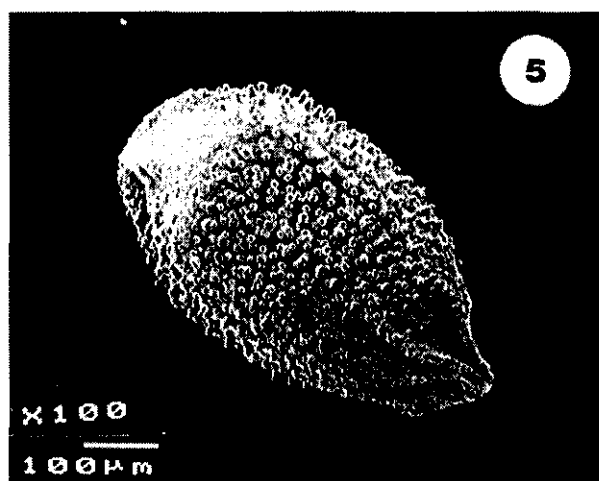
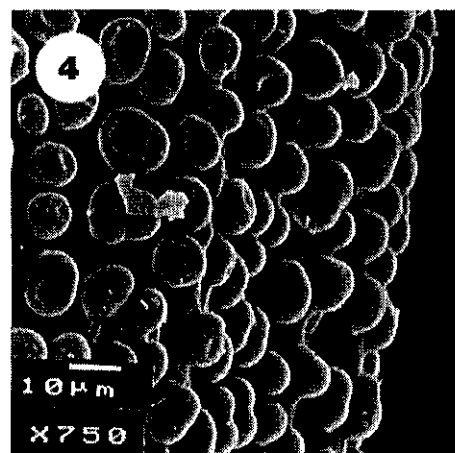
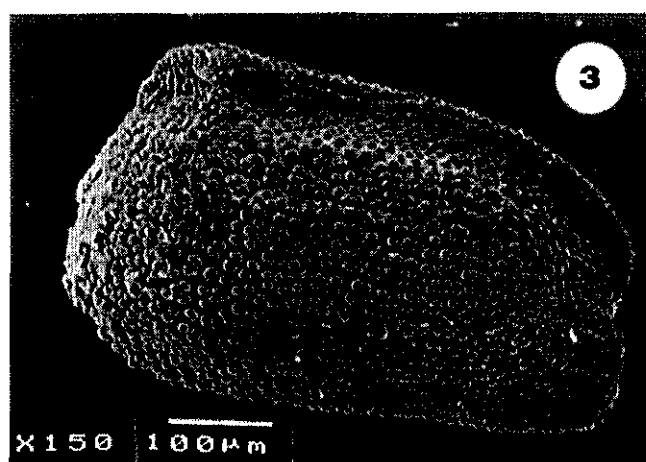
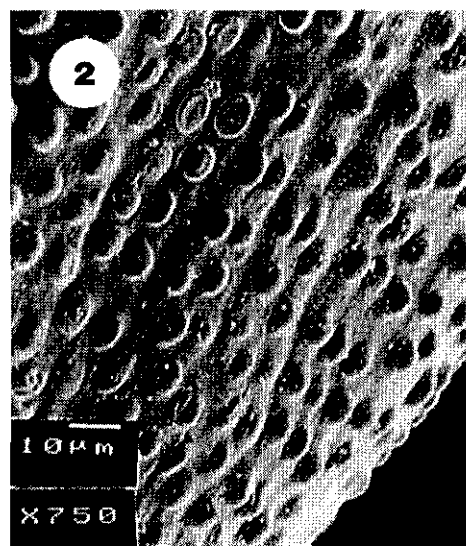
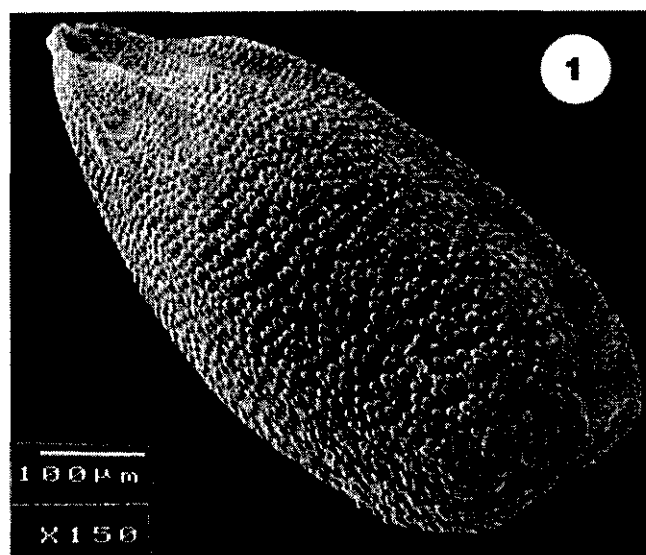


**Lámina II.** Microfotografías al M.E.B. de: 1) y 2) *S. canaliculata* (LEON: Torrestío). 3) y 4) *S. cuneata* (PALENCIA: Cervera de Pisuerga). 5) y 6) *S. cervicornis* (FRANCIA: Córcega, Monte Cinto-Gipfel).

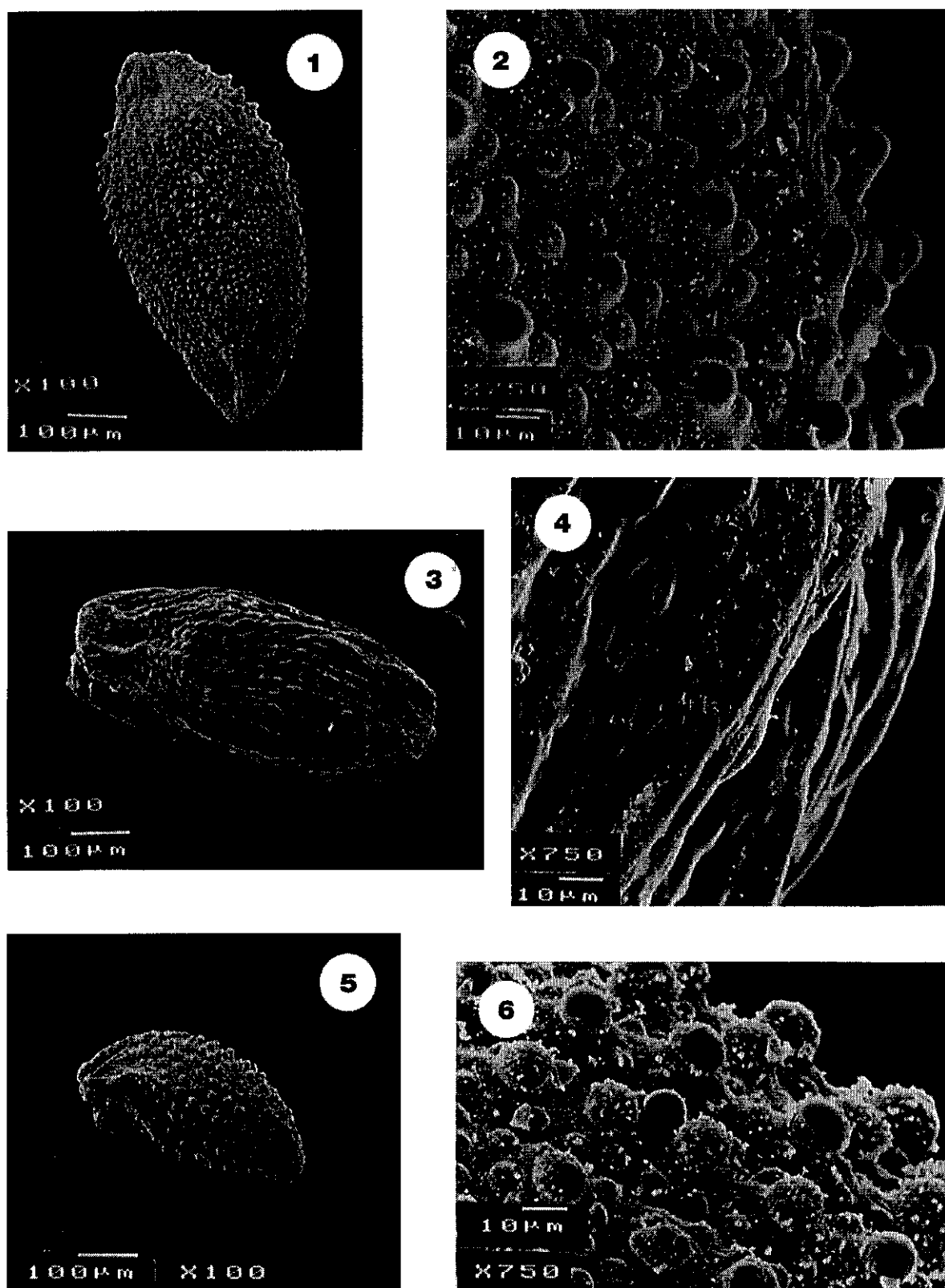


**Lámina III.** Microfotografías al M.E.B. de: 1) y 2) *S. demnatensis* (MARRUECOS: Renaya). 3) y 4) *S. fragilis* subsp. *fragilis* (FRANCIA: Aude). 5) y 6) *S. fragilis* subsp. *paniculata* (TERUEL: Rubielos de Mora).

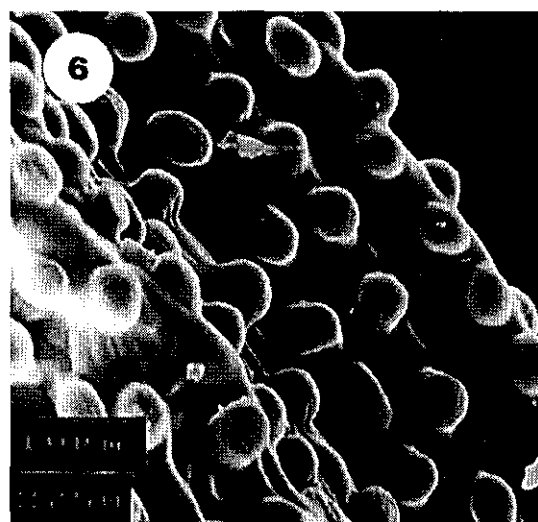
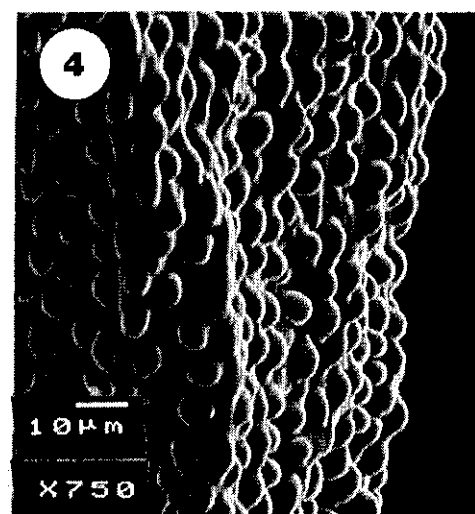
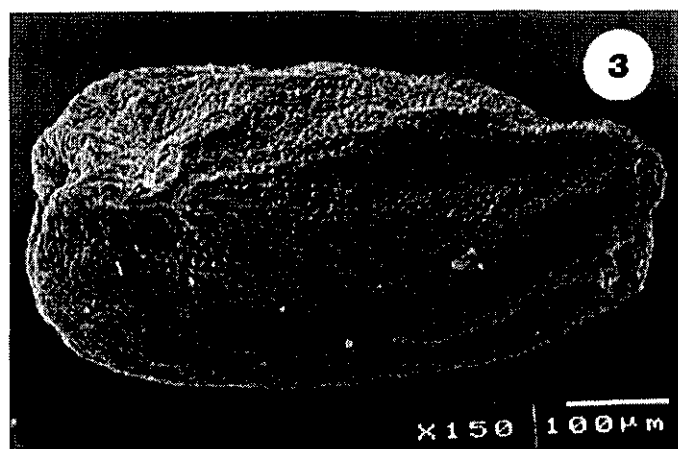
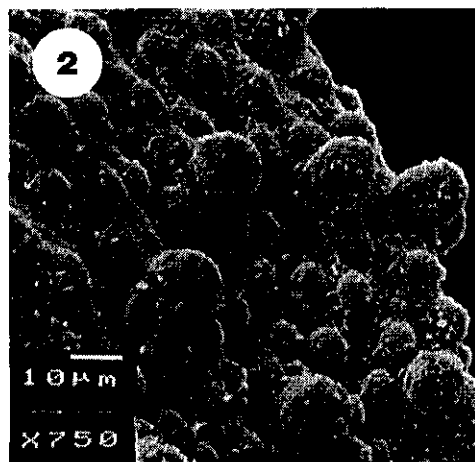
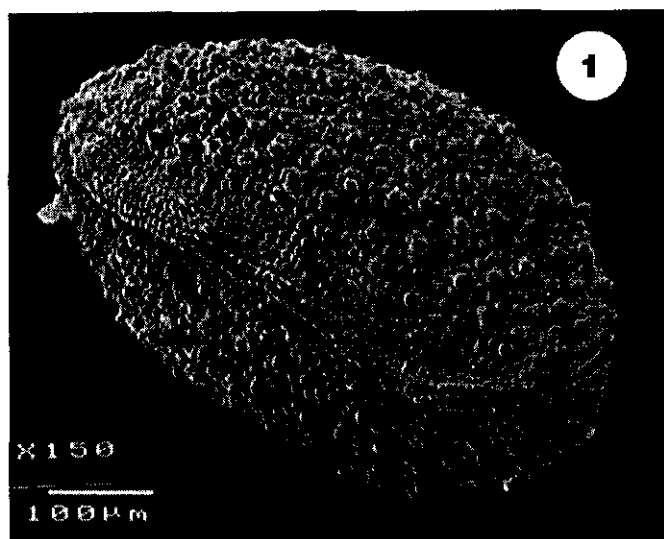




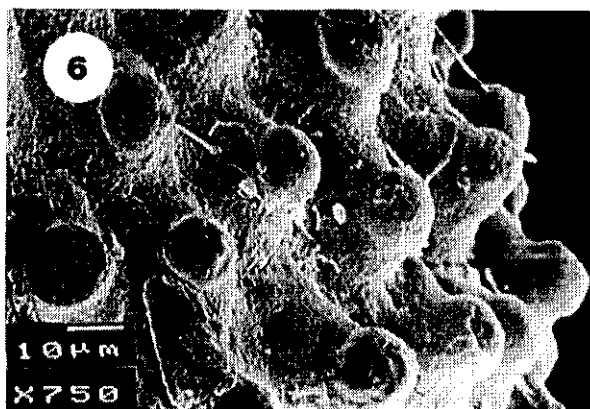
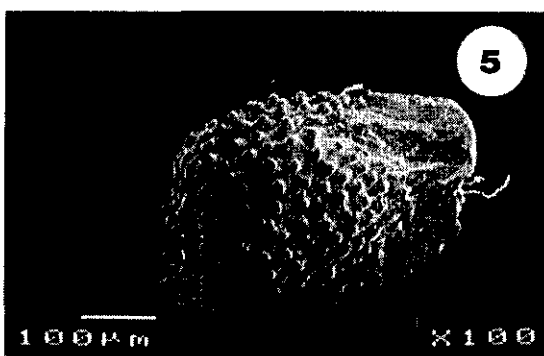
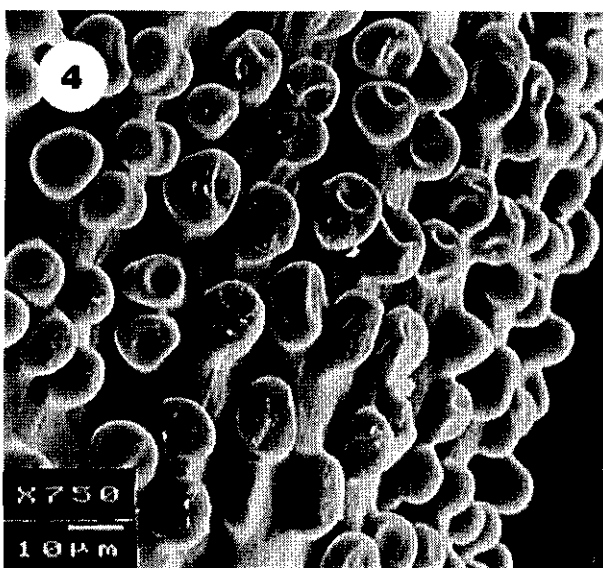
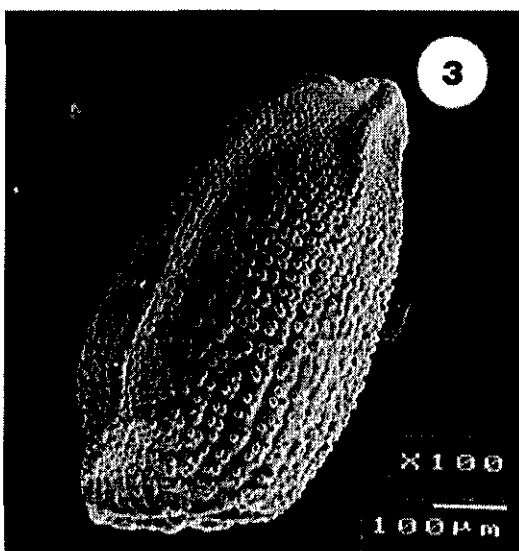
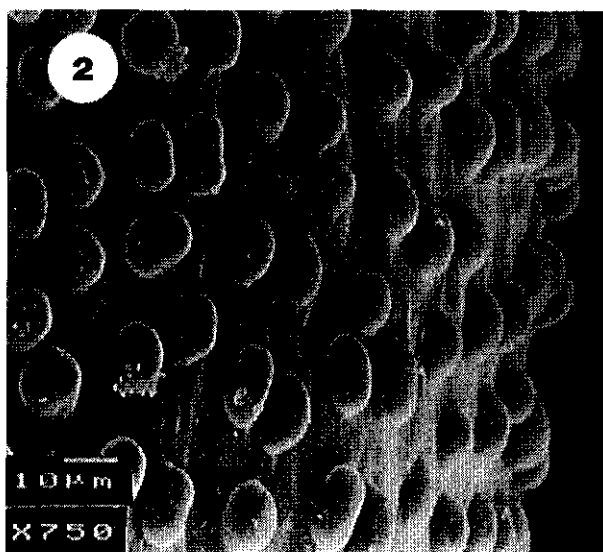
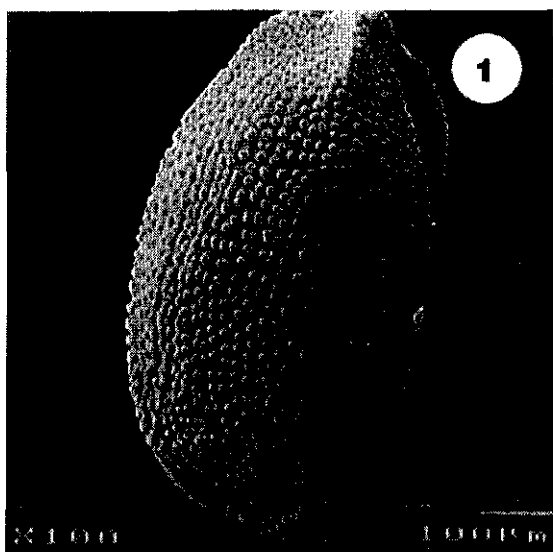
**Lámina IV.** Microfotografías al M.E.B. de: **1)** y **2)** *S. geranioides* (ANDORRA: Circo de Pesons). **3)** y **4)** *S. intricata* (HUESCA: Col de Portalet). **5)** y **6)** *S. kitaibelii* (BULGARIA: Bezirk Blagoevgrad).



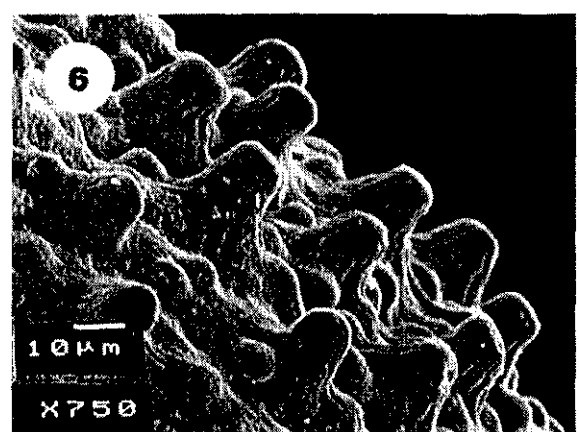
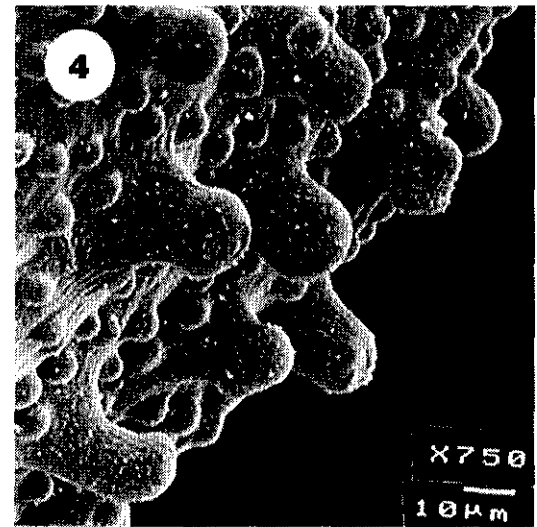
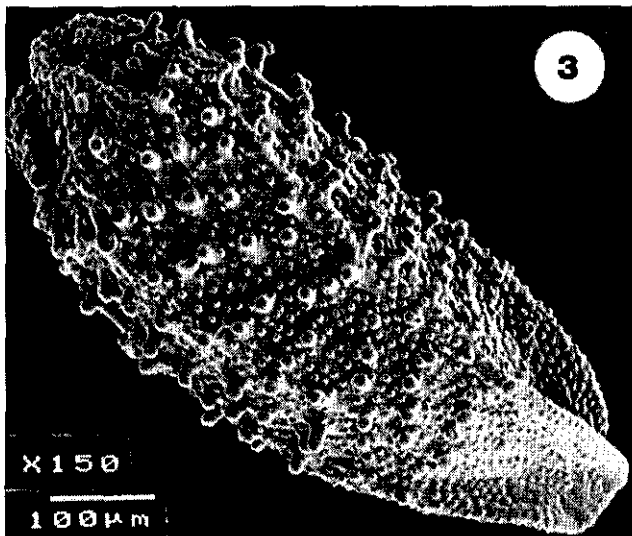
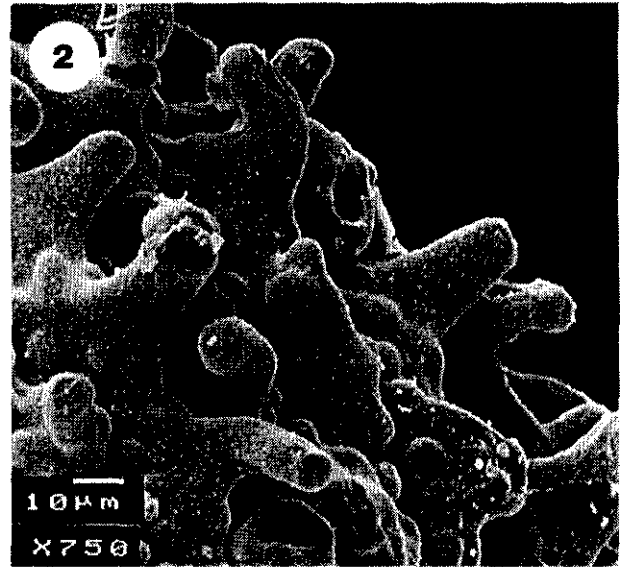
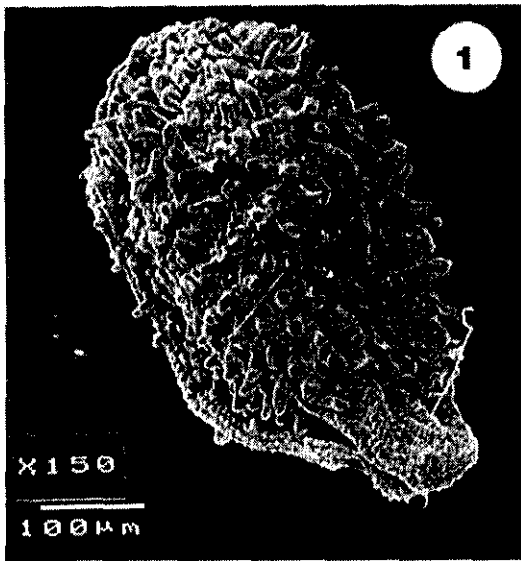
**Lámina V.** Microfotografías al M.E.B. de: **1)** y **2)**- *S. losae* (NAVARRA: Sierra de Sarvil). **3)** y **4)**- *S. luizetiana* (MARRUECOS: Djebel bou Nacer). **5)** y **6)**- *S. maderensis* (PORTUGAL: Madeira, Curral).



**Lámina VI.** Microfotografías al M.E.B. de: **1 y 2)** *S. moncayensis* (GUADALAJARA: Hoz del río Gallo). **3) y 4)** *S. pedemontana* (FRANCIA: Saint-Martin Vesubie). **5) y 6)** *S. pentadactylis* subsp. *pentadactylis* (GERONA: Vall de Ribes).



**Lámina VII.** Microfotografías al M.E.B. de: **1)** y **2)** *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* (MADRID: Sierra de Guadarrama). **3)** y **4)** *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* (AVILA: Sierra de Gredos). **5)** y **6)** *S. portosanctana* (PORTUGAL: isla de Puerto Santo, Pico de Facho).



**Lámina VIII.** Microfotografías al M.E.B. de: **1)** y **2)** *S. prostii* (FRANCIA: Aveyron). **3)** y **4)** *S. trifurcata* (ASTURIAS: Fuego). **5)** y **6)** *S. vayredana* (BARCELONA: Montseny).

## CAPITULO 3 CARIOLOGIA

### Índice del capítulo

3.1. Antecedentes y objetivos .....	33
3.1.1. Estudios previos .....	33
3.1.2. Objetivos básicos .....	34
3.2. Materiales y métodos .....	34
3.3. Resultados .....	37
3.3.1. Comportamiento citológico .....	37
3.3.2. Resultados y discusión por táxones .....	38
3.4. Discusión general .....	42
3.5. Conclusiones .....	46

### 3.1. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

#### 3.1.1. Estudios previos

El género *Saxifraga* ha sido estudiado cariológicamente con imprecisión en ocasiones, tal y como comentaron ciertos autores (KÜPFER & RAIS 1983: 23). Por un lado, se debió a las dificultades técnicas que el género presenta para la obtención de preparaciones citológicas, y por otro a ciertas ligerezas al publicar nuevos números cromosómicos.

Los primeros recuentos publicados para el género *Saxifraga*, según nuestros conocimientos, fueron realizados por SCHOENNAGEL (1931). A partir de un material clasificado por él como *S. pedatifida* Ehrh. dió a conocer el número  $n = c.28$ , sin embargo *S. pedatifida* es un binomen controvertido que parece corresponder a alguna especie de la serie *Cespitosae* (Reichenb.) S. Pawl (*S. rosacea* Moench ?, *S. cespitosa* L. ?, ...), aunque fue utilizado también para una especie perteneciente al grupo tratado en esta memoria (*S. prostii*). Además, SCHOENNAGEL (l.c.) llevo a cabo recuentos en otras especies, y a partir de todos los conocidos realizó el primer ensayo filogenético de la familia *Saxifragaceae*. Poco después SKOVSTED (1934), aportó numerosos recuentos de la tribu *Saxifrageae*, pero no incluyó ningún taxon de la serie *Ceratophyllae* (s.l.).

En la primera recopilación sobre los números cromosómicos de las especies del centro y noroeste de Europa efectuada por LÖVE & LÖVE (1944: 195–199) no aparece

ningún recuento los táxones aquí estudiados. Habría que esperar hasta 1953 para que fuera publicado un exhaustivo estudio citotaxonómico de la familia *Saxifragaceae* por Hamel. En él comenta los comportamientos de los cromosomas durante la mitosis y la meiosis, los resultados citotaxonómicos, las posibles relaciones filogenéticas según los números de base e incluso las medidas y formas de los cromosomas de numerosas especies de la familia. Desgraciadamente, lo que a primera vista parecía ser un profundo trabajo en el género *Saxifraga*, ha caído en total descrédito (cf. WEBB & GORNALL (1989: 10) al no haberse corroborado muchos de los recuentos aportados por él. Idéntica suspicacia despiertan otras publicaciones posteriores del mismo autor (HAMEL 1954, 1957).

Un interesantísimo trabajo sobre la posible especiación por alotetraploidía de *S. osloensis* Knaben fue publicado por KNABEN (1954), tras el estudio cariológico de las tres especies implicadas, así como de los resultados a cerca del comportamiento cariológico del híbrido artificial.

A partir de los años sesenta diversos autores han aportado diferentes números cromosómicos, que se pueden considerar los primeros verdaderamente fiables para los distintos táxones de nuestro grupo de estudio. Entre ellos destaca el estudio realizado por DAMBOLDT (1971) y DAMBOLDT & PODLECH (1964) sobre

algunos táxones del género en Europa, y por DAMBOLDT (1968) y DAMBOLDT & PODLECH (1965) concretamente sobre los del grupo denominado antiguamente "grex *Exarato-moschatae* Engl. & Irmscher". De estas publicaciones nos interesa particularmente la de DAMBOLDT (1968) pues aporta los primeros recuentos fidedignos de 4 de nuestros táxones.

Otros autores que estudiaron ciertas saxífragas orófilas fueron FAVARGER (1965), FAVARGER & KÜPFER (1968) y KÜPFER (1972) quienes, en sus publicaciones, consideraron desconcertante la sección antiguamente denominada *Dactyloides* Tausch. (sinónimo de la sección *Saxifraga*) desde un punto de vista cariológico.

Posteriormente se han aportado algunos números cromosómicos de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) por parte de FERNÁNDEZ CASAS (1975), DELAY & VIVANT (1978), VIVANT & DELAY (1980), VARGAS & LUCEÑO (1988), GALLAND (1990) y REDONDO & HORJALES (1990). No obstante, el trabajo más interesante de los últimos años por su extensión es, en nuestra opinión, el de JONES (en MOORE 1982) para "Flora Europaea"; dicho autor intentó recontar todos los táxones europeos del género de los que no se tenían datos. Es una lástima que no se indique ni localidad ni testimonios de herbario de cada recuento, por lo que suponemos que éstos se realizaron a partir de plantas cultivadas o de semillas germinadas.

De América del Norte algunos autores han aportado interesantes resultados con el estudio de táxones de otras secciones muy alejadas de la nuestra: BURNS (1942) estudió *S. pensylvanica* L., ELVANDER (1984) analizó datos cariológicos e implicaciones filogenéticas de las especies de la sección *Boraphila* subsección *Integrifoliae* en el oeste de Norteamérica, y HUDSON (1987) estudió el caso de una variedad apomíctica de *S. stellaris* L.

Las publicaciones de la década pasada que señalamos a continuación significaron pasos importantes para el conocimiento del género: desde un punto de vista evolutivo de las especies europeas, STEBBINS (1984); sobre el cariotipo WAKABAYASHI & OHBA (1990);

sobre cromosomas supernumerarios, SOLTIS (1983); sobre especiación de un taxon, BÖCHER (1983).

Por último, señalamos dos publicaciones sobre estudios cariológicos locales de especies del género *Saxifraga*: de Suiza por KÜPFER & RAIS (1983) y del Himalaya por WAKABAYASHI & OHBA (1990).

### 3.1.2. Objetivos básicos

Existe un conocimiento cariológico muy deficiente del género *Saxifraga* en su conjunto, y de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) en particular. Es evidente que estas lagunas de conocimiento nos están privando de una información básica para esclarecer relaciones de parentesco entre táxones. Por ello, uno de los objetivos básicos de la presente memoria doctoral es la profundización en el conocimiento cariológico del grupo de estudio con vistas a proporcionar datos sobre la evolución de dicho grupo.

Nos propusimos a aportar al menos un recuento de cada taxon de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) que estuviera a nuestro alcance. Para conocer si el número varía dentro del área de distribución de cada taxon, se intentaron estudiar 3 poblaciones lo suficientemente alejadas, dando prioridad a las localidades clásicas. Además, se estudió en algunos casos el comportamiento cariológico del material observado en las diferentes fases de la división meiótica.

## 3.2. MATERIALES Y METODOS

Recolectamos plantas vivas en distintas localidades ibéricas, y las mantuvimos en tiestos en el invernadero del Jardín Botánico de Madrid, para la recogida de raicillas y botones florales. Intentamos recolectar los diferentes táxones de la localidad clásica, siempre y cuando ésta fuese precisa. Por tratarse de especies

rupícolas, la supervivencia de estas plantas en las condiciones habituales de invernadero fue escasa, y un buen número de ellas solamente sobrevivieron una temporada. Ello fue en detrimento del número de individuos y poblaciones recontadas. Adicionalmente, en algunos casos, fueron fijados los botones florales en el campo.

Para tratar de soslayar la dificultad de observación citológica que presenta el género, se probaron distintas técnicas tanto en mitosis como en meiosis. En el primer caso se experimentaron las siguientes:

- 1) Recolección de raicillas sumergiéndolas en hielo fundente durante 24 horas, para después fijarlas en una mezcla de alcohol absoluto y acético glacial (3:1, v/v), en la que estaban al menos 3 ó 4 días. Posteriormente eran teñidas en orceína acética (solución B de la marca Panreac) y aplastados los meristemos apicales (entre portaobjetos y cubreobjetos) para su posterior observación en el microscopio óptico.
- 2) Pretratamiento con colchicina (0,05 % durante 3 horas a temperatura ambiente y lavado posterior del material con agua destilada durante dos días entre 5–15 °C), fijación con alcohol absoluto, ácido acético glacial y cloroformo (2:1:1, v/v/v), y tinción con orceína acética.
- 3) Pretratamiento con colchicina (0,05 %, durante 3 horas a temperatura ambiente) –o con 8-hidroxiquinoleína (0,5 % p/v, durante 4–5 horas a temperatura ambiente)–, fijación con etanol absoluto y ácido acético glacial (3:1 v/v, durante más de una hora en el congelador); posterior tratamiento con ácido cítrico–citrato sódico (0,01 M a pH 4,5–4,8) y tinción con orceína acética.

Debido a las escasas divisiones celulares encontradas en las finas raicillas, así como a la menor información aportada por la mitosis, preferimos realizar la mayor parte del estudio cariológico sobre células meióticas.

Para estudiar la meiosis se probaron también distintos métodos:

- 1) Fijación de los botones florales en alcohol absoluto, ácido acético glacial y carmín acético (10:4:1, v/v/v) y una gota de acetato férrico (mordiente) y mantenimiento durante al menos

un día en el congelador; tinción con carmín acético durante 2 horas; y visualización al microscopio óptico tras aplastamiento de las anteras (entre portaobjetos y cubreobjetos).

- 2) Fijación de los botones florales con etanol absoluto, ácido acético glacial y cloroformo (6:3:1 v/v/v, y mantenimiento en el congelador al menos un día), tratamiento con clorhídrico 1 N y ácido acético 45% (1:9 v/v, caliente) y tinción en orceína acética durante 2 horas.

Finalmente, utilizamos una tercera técnica con la que obtuvimos resultados similares a los obtenidos con las 2 técnicas anteriores y que presentaba la ventaja de estar más simplificada: **a)** fijación de los botones florales durante las primeras horas del día en etanol absoluto, ácido acético glacial y cloroformo (6:3:1, v/v/v), **b)** introducción inmediata de la muestra en el congelador (durante al menos un día), **c)** tinción durante 1 hora con orceína acética (solución B de la marca Panreac) y **d)** observación de las anteras tras aplastamiento entre portaobjetos y cubreobjetos al microscopio óptico.

La utilización de cloroformo ha sido necesaria para disolver las resinas que cubren todos los órganos de la planta, incluidos los botones florales. Además, las anteras se fijaban mejor si dejábamos que el fijador penetrara bien en ellas al despiezar la flor. La bajada brusca de la temperatura al introducir las muestras en el congelador produce una brusca contracción de los cromosomas. La tinción no ofrece ninguna complicación y se realiza sin dificultad con orceína acética.

Un buen número de fijaciones se mantuvieron a temperaturas por debajo de 0 °C sin observarse cambios apreciables después de un año. Una vez transcurridos dos años las fijaciones perdían calidad.

Inicialmente utilizamos el medio de Hoyer –medio semipermanente utilizado en micología, LUCENO (1988)– para mantener algunas preparaciones permanentes. A pesar del fácil manejo de este método, la poca nitidez de placas cariológicas tras su



aplicación hizo que no perseveráramos en su utilización.

En cuanto a la observación citológica, se utilizó el microscopio óptico (entre 1000–1500 aumentos) para efectuar los diferentes recuentos, así como el contraste de fases para ciertas placas en las que los cromosomas aparecían insuficientemente teñidos.

Otros autores, como FAVARGER (1965: 18) que emplearon otras técnicas (Carnoy), encontrando igualmente dificultades para su aplicación sobre ciertas especies del género.

A continuación presentamos la relación del material estudiado:

### ***S. babiana***

LEÓN: Babia, Truébano, 29TQH4559, 1200 m, fisuras de rocas calizas, 14–IV–1992, leg. J.Aldasoro.

### ***S. camposii* subsp. *camposii***

GRANADA: Loja, Sierra de Loja, 30SUG9805, 1400 m, fisuras de calizas, 15–IV–1992, leg. P.Vargas 2958PV; JAEN: Sierra de Mágina, camino del Cortijo de los Prados, 30SVG5676, 1400m, fisuras de calizas, III–1991, leg. M.Guzmán, M.Luceño & P.Vargas 2881PV.

### ***S. camposii* subsp. *leptophylla***

ALBACETE: Calar del río Mundo, nacimiento del río, 30SWH45, 1100 m, 31–III–1988, leg. M.Guzmán, M.Luceño 58ML88 & P.Vargas.

### ***S. canaliculata***

SANTANDER: Hermandad de Campoo de Suso, Serna, monte Triquineja, 30TVN0165, 1000 m, fisuras de calizas, 11–VI–1988, leg. C.Aedo, M.Luceño & P.Vargas 2513PV; LEON: Rodiezmo, a 2 km del pueblo en dirección W, 30TTN8158, 1250 m, 31–III–1993, leg. C.Almendrel, M.Laínz & V. de León.

### ***S. cuneata***

BURGOS: Oña, entre La Molina del Portillo del Busto y Cubilla, 30TUN8228, c. 900 m, entre rocas calizas, 2–V–1989, leg. A.Izuzquiza 1782AI; LA RIOJA: Montenegro de Cameros, vertiente N del puerto de Santa Inés, 30TWM1857, 1500 m, 16–V–1991, leg. P.Vargas 2894PV; SORIA: Ucero, Cañón del río Lobos, 30TVM9423, 1000 m, fisuras calizas del

cañón, 16–V–1991, leg. P.Vargas 2893PV.

### ***S. fragilis* subsp. *fragilis***

CASTELLÓN: Morella, 30TYL4400, 900 m, fisuras de roquedos calizos del castillo, exposición N, 10–IV–1993, leg. P.Vargas 3147PV; TERUEL: entre Cantavieja y el puerto del Cuarto Pelado, 30TYK1788, 1300 m, 10–IV–1993, leg. P.Vargas 3148PV.

### ***S. fragilis* subsp. *paniculata***

TERUEL: Sierra de Albarracín, Albarracín, 30TXK3274, 1100 m, fisuras de rocas calizas del pueblo, 8–IV–1993, leg. P.Vargas 3146PV.

### ***S. geranioides***

ANDORRA: puerto de Envalira, 31TCH9410, 2650 m, grietas de pizarras, 26–VI–1991, G.Nieto Feliner, J.E.Davis & A.Izuzquiza 2853GN.

### ***S. intricata***

LERIDA: Pirineo central, Valle de Arán, Tredós, río Aiguamoix, 31TCH2928, 1400 m, fisuras de granitos, 30–V–1991, leg. M. Luceño, M. Mayol, J. Rosselló & P.Vargas 2911PV.

### ***S. losae***

LA RIOJA: Ortigosa, 30TWM1868, 1400 m, fisuras de farallones calizos, 14–V–1987, leg. P.Vargas 2136PV; Sierra de Urbión, barranco del río Urbión, 30TWM1154, 1500 m, grietas de roquedos calizos, 12–VII–1991, leg. M.Luceño, M.Mayol, J.Rosselló & P.Vargas 2951PV; Brieva de Cameros, 30TWM2067, 1300 m, fisuras de roquedos calizos, 9–V–1993, leg. P.Vargas 3169PV; Anguiano, 30TWM1979, 800 m, 12–VII–1991, grietas de roquedos calizos, M.Luceño, M.Mayol, J.Rosselló & P.Vargas 2957PV.

### ***S. moncayensis***

GUADALAJARA: Pelegrina, cañón del río Dulce, 30TWK3241, 900 m, fisuras de roquedos calizos, 13–V–1991, leg. M.Luceño & P.Vargas 2882PV.

### ***S. pentadactylis* subsp. *willkommiana***

MADRID: Sierra de Guadarrama, Parque Natural de Peñalara, laguna de Peñalara, 30TVL1921, 2000 m, fisuras de gneises, 9–IV–1991, leg. M. Luceño & P. Vargas 2946PV; LA RIOJA: Sierra de San Lorenzo, 2000 m, 9–VII–1992, leg. J.A.Alejandro &

P.Vargas 3087PV bis.

***S. pentadactylis* subsp. *almanzorii***

AVILA: Sierra de Gredos, Hoyos del Espino, Plataforma de Gredos, fisuras de granitos, 30TUK1060, 1800 m, 5-VI-1991, leg. M.Luceño, J.Rosselló & P.Vargas 2941PV; Sierra de Gredos, Galayos, 30TUK1459, 2100 m, fisuras de granitos, 22-V-1987, leg. R.García Adá, G.López González, M.Luceño & P.Vargas.

***S. portosanctana***

PORTUGAL: Archipiélago de Madeira, isla de Portosanto, XI-1992, leg. Franquinho & Costa, (material vivo).

***S. trifurcata***

LEÓN: Montes Aquilianos, 29TQH0302, 1500 m, fisuras de rocas calizas, 12-V-1992, leg. P.Vargas 2996PV; ASTURIAS: Fuego, proximidades del río Sama, 30TTP5507 (29TQJ4407), 300 m, fisuras de rocas calizas, 26-VII-1988, leg. P.Vargas 2580PV; Parres, pico La Mota Cetín, 30TUN2194, 1200 m, roquedo calcáreo, 18-IV-1993, leg. C.Aedo 2572CA.

***S. vayredana***

BARCELONA: Sierra del Montseny, pista que une las carreteras del Turó de l'Home y Santa Fe, 31TDG5323, 1000 m, fisuras de esquistos, 28-V-1991, leg. M.Luceño, M.Mayol, J.Rosselló & P.Vargas 2895PV; Sierra del Montseny, base de "les Agudes", exposición E, 31TDG5425, 1200 m, 28-V-1991, leg. M.Luceño, M.Mayol, J.Rosselló & P.Vargas 2897PV (y otra población de esta localidad 2896PV).

### 3.3. RESULTADOS

#### 3.3.1. Comportamiento citológico

La observación del apareamiento cromosómico en metafase I (MI) está dificultada por la escasa individualización de los bivalentes —los cromosomas tienden a formar grupos de difícil interpretación—, así como por el pequeño tamaño de los cromosomas en el género *Saxifraga*. Esto podría ser el motivo en parte de la imprecisión de los resultados que se contemplan en un buen número de los datos de

los artículos publicados que, por otro lado, suelen mostrar dibujos en vez de fotografías. Ya FAVARGER (1965: 18) comentó la agrupación de ciertos cromosomas durante la mitosis.

La aludida tendencia de los bivalentes a agruparse, es menor en las etapas inmediatamente anteriores a la metafase I (MI) —diacinesis, anafase I (AI) inicial y anafase II (AII) inicial—. Por ello, la mayoría de los recuentos los realizamos en dichas fases, como ya hiciese KNABEN (1954: 126) en *S. osloensis*. No obstante, en el caso de algún taxon con pocos cromosomas se pudieron estudiar placas en metafase I (MI) o metafase II (MII).

La microesporogénesis observada en las especies estudiadas es de tipo simultáneo.

Los cromosomas observados son de tipo puntiforme en metafase I (MI) y de tamaño más reducido que los observados en las placas mitóticas.

Además de lo dicho en el primer párrafo, otro hecho que dificulta la interpretación de las figuras cromosómicas en metafase I (MI) son los apareamientos y migraciones asincrónicos. Es frecuente observar algunos cromosomas homólogos en avanzado estado de migración unidos por un filamento, mientras que otros se encuentran apareados (véanse las figuras de KÜPFER 1972). Si tenemos en cuenta el elevado número de cromosomas de las especies estudiadas (hasta  $2n=66$ ), podemos hacernos una idea de las dificultades que se presentan. Hemos hallado cromosomas retardarios en anafase I (AI) en *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* de Hoyos del Espino (Avila) y *S. camposii* subsp. *leptophylla* del Calar del río Mundo (Albacete), así como la migración anticipada de algún cromosoma en *S. trifurcata* de la Sierra de la Cabrera (León). Algunos de estos cromosomas retardarios ya fueron observados para otras especies no pertenecientes a nuestro grupo: por

DAMBOLDT & PODLECH (1964: 335) en *S. exarata* Vill., por BOCHER (1983: 7) en *S. nathorsti* (Dusén) Hayek, por REDONDO & HORJALES (1989: 201) en *S. spathularis* Brot.

Existe una clara relación inversa entre el número y el tamaño de los cromosomas en las especies estudiadas. Por esta razón, en las especies con pocos cromosomas se pueden estudiar los apareamientos meióticos durante instantes anteriores a la metafase I (MI) sin que aparezcan agrupados. En la figura 3.1 se muestran las figuras en diacinesis que hemos podido encontrar en *S. cuneata*, *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii*, *S. intricata* y *S. canaliculata*. Algunas de esas figuras pueden observarse en las fotografías de *S. intricata* y *S. cuneata* publicadas por VIVANT & DELAY (1980: 497) y DELAY & VIVANT (1978: 491), respectivamente.

Resulta difícil interpretar ciertas figuras en el caso de algunos individuos aneuploides. KÜPFER (1971: 181) indicó 5 cromosomas B para *S. pentadactylis* de Andorra (16+5B). Nosotros hemos interpretado como cromosomas B los 3 cromosomas supernumerarios que hallamos en un ejemplar de *S. canaliculata* de Serna (Santander).

### 3.3.2. Resultados y discusión por táxones

En la tabla 3.1 mostramos un resumen tanto de los recuentos previos, como de los recuentos aportados por nosotros.

A continuación enumeramos los datos disponibles taxon por taxon, además de discutir los resultados de cada caso:

#### *S. babiana*

(n= 20) [Lámina 1, fig. 1]

Según nuestras referencias bibliográficas, se trata del primer recuento que se ha realizado de esta especie. Se obtuvieron varias placas del mismo individuo en All temprana en las que siempre observamos 20 cromosomas. Además de material de la localidad clásica se intentó

recontar esta especie de otra localidad (ASTURIAS: lagos de Saliencia, 2563PV). En esta zona existe un importante enjambre de híbridos en donde esta especie está implicada (WEBB 1987: 249, VARGAS 1990: 284) y pensamos que recolectamos híbridos por las combinaciones microsporogénicas halladas (mónadas, diadas, triadas, tétradas).

#### *S. camposii*

La única referencia sobre el número cromosómico de esta especie es la de JONES (en MOORE 1982: 77), quien halló  $2n= 64$ , pero en dicha publicación no se especifica a qué subespecie se refiere ni cual es la localidad precisa del material estudiado.

#### *S. camposii* subsp. *camposii*

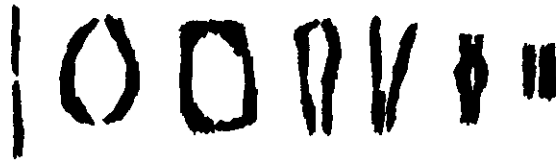
(n= 30, 31) [Lámina 1, fig. 2 y 3]

De la localidad clásica (Sierra de Loja) obtuvimos n= 30 en Al. Asimismo, de la Sierra de Mágina recontamos n= 31 en All temprana. Por tanto, parece darse encontrado aneuploidía en este taxon.

#### *S. camposii* subsp. *leptophylla*

(n= 32) [Lámina 1, fig. 4]

De la única localidad que hemos podido estudiar este taxon (Calar del río Mundo) obtuvimos n= 32, tanto en All temprana como en MI. El número diploide consecuente de este recuento coincide con el mencionado anteriormente por Jones ( $2n= 64$ ).



**Figura 3.1** Figuras meióticas en diacinesis observadas en las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.l.)

***S. canaliculata***

( $n = 26, 27, 27+3B$ ) [Lámina 1, fig. 5]

Hemos encontrado  $n = 27$  en MI en un individuo de Serna (Santander) y  $n = 26$  en MI en otro individuo procedente de Rodiezmo (León), si bien en algunas placas del individuo de la primera localidad se recontaron 30 cromosomas, 3 de los cuales se interpretaron como cromosomas B por su menor tamaño y tinción ligeramente más intensa.

El primer recuento de esta especie fue realizado por DAMBOLDT (1968: 47) en MII a partir de material del puerto de Piedrasluengas (Burgos) y dió como resultado  $n = 26$ , congruente con el encontrado por JONES (en MOORE 1982: 77)  $-2n = 52-$ . Nos sorprende, por tanto, el número  $n = 18$  obtenido por REDONDO & HORJALES (1989: 199) a partir de una planta de Rodiezmo (León).

Por tanto, consideramos que esta especie presenta aneuploidía y cromosomas supernumerarios.

***S. cervicornis***

( $2n = 42, 44$ )

Tanto HAMEL (1954: 110) como CONTANDRIOPOULOS (1962) encontraron el número mitótico  $2n = 26$  para plantas de Córcega, sin embargo recuentos posteriores dieron a conocer números muy diferentes: DAMBOLDT (1968: 47),  $2n = 42$  y  $n = 21$  en MI a partir de material procedente de Córcega y Cerdeña, respectivamente; VILLA (1978: 242),  $2n = 42$  a partir de material de Cerdeña; y FAVARGER (en GALLAND 1990: 77) y JONES (en MOORE 1982: 78),  $2n = 44$  para plantas de Cerdeña y Córcega, respectivamente.

Expresamos nuestras dudas acerca de los recuentos de Hamel y Contradiopoulos por contradecirse con los más recientes.

***S. cuneata***

( $2n = c.38$ ;  $n = 18, 19$ ) [Lámina 1, fig. 6, y lámina 2, fig. 1]

Hemos obtenido dos números en meiosis. Del material de Oña (Burgos) y de Ucero (Soria) recontamos 19 cromosomas en diacinesis y MI, respectivamente. Sin embargo, de Montenegro de Cameros (Soria) obtuvimos el número  $n=18$  en AII temprana.

Asimismo, obtuvimos  $2n=c.38$  en mitosis de conectivo en material de Oña (Burgos) pero no involucradas en la formación del grano de polen.

HAMEL (1953: 185) había obtenido  $2n=28$ , número muy diferente del encontrado por DELAY & VIVANT (1978: 487) en diacinesis ( $n=19$ ) en material procedente de Peña Redonda (Palencia), así como los aportados por nosotros.

Como se puede deducir de estos datos, existe aneuploidía en esta especie.

### ***S. demnatensis***

( $n=33$ )

Existen dos recuentos efectuados por GALLAND (1990: 76), a partir de dos plantas de una localidad del Gran Atlas, con un resultado único  $n=33$ . Dicha autora (GALLAND 1990: 110, 116) indicó que *S. demnatensis* parece ser un apoendemismo, aunque para afirmar esto último necesitarían conocerse con más fiabilidad las relaciones de parentesco cercano; lo cual es difícil en un grupo con tan marcado polimorfismo cariológico.

### ***S. fragilis***

#### ***S. fragilis* subsp. *fragilis***

( $2n=60-66$ ;  $n=33$ ) [Lámina 2, fig. 3]

Los materiales recolectados pertenecientes a este taxon procedieron de Morella (Castellón) y Cantavieja (Teruel), a partir de los que se obtuvo el número  $n=33$  en MI y diacinesis en el primer caso, y en MI en el segundo. Ambas localidades se sitúan en una amplia zona ecotónica de ambas subespecies.

JONES (en MOORE 1982: 77) indica varios números mitóticos ( $2n=60-66$ ) para este taxon, sin mencionar una vez más la localidad. Por

tanto, dicho autor admite aneuploidía para este taxon.

#### ***S. fragilis* subsp. *paniculata***

( $2n=64$ ,  $n=33$ ) [Lámina 2, fig. 2]

El único recuento anterior de este taxon ( $2n=64$ ) conocido por nosotros hasta la fecha fue publicado así mismo por JONES (en MOORE 1982: 77) sin indicar localidad. Nosotros hemos encontrado, en MI y en diacinesis,  $n=33$  en material de Albarracín (Teruel), lo que supone un número diploide deducido con dos cromosomas más que el obtenido por MOORE (l.c.).

### ***S. geranioides***

( $2n=c.52$ )

Intentamos recontar en meiosis esta especie a partir de material de Andorra, con un resultado impreciso de  $n=26?$ .

El primer recuento de este subendemismo pirenaico fue aportado por HAMEL (1953: 184) en mitosis,  $2n=32$ . Sin embargo, JONES (en MOORE 1982: 77) publicó  $2n=c.52$ . Nuestro resultado parece apoyar mas bien este segundo recuento.

### ***S. intricata***

( $2n=34$ ;  $2n=c.32$ ;  $n=16, 17$ ) [Lámina 2, fig. 4]

El primer recuento de esta especie ( $2n=20$ ) fue aportado por HAMEL (1954: 114) a partir de material de Gavarnie. De la misma localidad francesa FAVARGER & KÜPFER (1968: 354) publicaron un número muy diferente ( $n=17$ ). VIVANT & DELAY (1980: 503) volvieron a obtener este último número del valle francés de Aspe, ilustrándolo con dos buenas fotografías en diacinesis y AII temprana. Por último, JONES (en MOORE 1982: 78) encontró el número somático  $2n=34$  de Francia.

El número que ahora presentamos es el primer recuento hispano, aunque nuestra

localidad (valle de Arán) pertenece a la vertiente septentrional de los Pirineos. A partir de material de dicha localidad obtuvimos  $2n = c.32$  en mitosis de conectivo de antera y  $n = 16$  en diacinesis en dos individuos.

Estos datos indican que *S. intricata* también presenta aneuploidía.

### ***S. kitaibellii***

No hemos podido disponer material de dicha especie, ni conocemos referencia alguna sobre su número cromosómico.

### ***S. losae***

( $2n = 56$ ;  $n = 28$ ) [Lámina 2, fig. 5]

El único recuento existente hasta la fecha de este controvertido taxon fue efectuado por nosotros (VARGAS & LUCEÑO 1988: 132) en mitosis con resultado de  $2n = 56$ . Dicho número se obtuvo a partir de mitosis estaminales de tejido conectivo de material procedente de Ortigosa (La Rioja). Del barranco del río Urbión (La Rioja) obtuvimos  $n = 28$  en All temprana, de Brieva de Cameros (La Rioja)  $n = 28$  en MI y MII, y de Anguiano (La Rioja) un número aproximado  $n = c.28$ .

### ***S. maderensis***

No hemos podido obtener materiales de esta especie de Madeira, ni conocemos recuento alguno previo.

### ***S. moncayensis***

( $2n = 60$ ;  $n = c.30$ ,  $n = 31$ ) [Lámina 2, fig. 6]

Existen dos recuentos anteriores al nuestro, publicados por JONES (en MOORE 1982: 77) sin indicar localidad ( $2n = 60$ ), y por FERNÁNDEZ CASAS (1975:144) de la localidad clásica ( $n = c.30$ ). Debido a la presencia en la misma de otro taxon, *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana*, y del híbrido esporádico entre ambas (*S. davidis-webbi*), preferimos estudiar

la citológicamente esta especie de un lugar alejado de esta conflictiva localidad. De Pelegrina (Guadalajara) conseguimos el recuento  $n = 31$  en All inicial para todas las células recontadas de un mismo individuo.

Si consideramos todos los recuentos debemos admitir la existencia de aneuploidía para esta especie.

### ***S. pedemontana***

( $2n = 40, 42$ )

Existen dos recuentos conocidos para esta especie:  $n = 21$  en MI, a partir de material de Alpes Cottiennes (DAMBOLDT 1968: 47) y  $2n = 40$  a partir de los Alpes Marítimos (FAVARGER en GALLAND, 1990: 77).

Nosotros no hemos dispuesto de materiales de esta especie.

### ***S. pentadactylis* Lapeyr.**

#### ***S. pentadactylis* subsp. *pentadactylis***

( $n = 16, 16+5B$ )

El único autor que ha aportado un número cromosómico para este taxon fue KÜPFER (1971: 181), quien obtuvo el recuento meiótico  $n = 16+5B$  a partir de material de Andorra. Nosotros no hemos tenido ocasión de estudiar este taxon pirenaico.

#### ***S. pentadactylis* subsp. *willkommiana***

( $n = 16$ ) [Lámina 3, fig. 1]

Para este taxon hemos hallado  $n = 16$  en MI de Peñalara (Madrid) y  $n = c.16$  en Al de la Sierra de San Lorenzo (La Rioja), sin que hallamos observado cromosomas supernumerarios. No conocemos recuentos anteriores de este taxon.

#### ***S. pentadactylis* subsp. *almanzorii***

( $n = 16, 17$ ) [Lámina 3, fig. 2 y 3]

De la Plataforma de Gredos (Avila)

estudiamos varios individuos en diacinesis y AI que presentaron mayoritariamente  $n=16$ , excepto un ejemplar que mostró  $n=16, 17$ . Por tanto, creemos haber encontrado aneuploidía para este taxon.

Mucho antes que nosotros KÜPFER (1971: 181) obtuvo  $n=16$ , número publicado con la indicación de "Sierra de Gredos".

### ***S. portosanctana* Boiss.**

No conocemos ninguna referencia bibliográfica sobre el número de cromosomas de esta especie. Nosotros solamente hemos obtenido una placa en diacinesis con aproximadamente 27 cromosomas, número que ha de ser confirmado.

### ***S. prostii***

( $2n=c.28?$ ;  $2n=32?$ )

Hemos tenido la oportunidad de recibir los testimonios de herbario de los materiales que DAMBOLDT (1968: 47) utilizó para su recuento ( $2n=32$ ) de "Frankreich: Cevennen: Col de Maz de l'Air ca. 2 km Ö der Passhöhe an Silikarfelsen, ca. 800 m, leg. Reichstein". En nuestra opinión estos materiales no pertenecen a *S. prostii*, sino que más bien podría tratarse de un híbrido.

Para complicar más la cuestión existe un recuento aproximado de SCHOENNAGEL (1931: 275) de  $2n=c.28$ .

Nosotros no hemos tenido la oportunidad de estudiar esta especie.

### ***S. trifurcata***

( $n=c.19, 22$ ) [Lámina 3, fig. 4]

Las preparaciones obtenidas en diacinesis y AI de los Montes Aquilianos (León) proporcionaron  $n=22$ , así como en MI procedentes de Fuego (Asturias). Sin embargo, de Parres (Asturias) obtuvimos  $n=c.19$  en AI y All. Por tanto, parece que existe aneuploidía en esta especie.

La única referencia bibliográfica se debe a

HAMEL (1954: 112) que proporcionó el número  $2n=28$ . Por lo expuesto en el apartado 3.1.1. "Antecedentes" parece prudente no considerar dicho dato.

### ***S. vayredana***

( $2n=c.64$ ;  $n=c.30, 31$ ) [Lámina 3, fig. 5]

La única referencia citológica que tenemos de este endemismo del Montseny es, una vez más, de JONES (en MOORE 1982: 78),  $2n=c.64$ . Nosotros hemos hallado  $n=31$  en All,  $n=c.30$  en All y  $n=c.31$  en MII en plantas de las localidades de "les Agudes", Santa Fe y otra población de "les Agudes" (Sierra del Montseny), respectivamente.

## **3.4. DISCUSION GENERAL**

La morfología de los cromosomas es bastante homogénea, y se podrían clasificar por su forma como cromosomas puntiformes. Por tanto, ha resultado imposible ordenarlos según la clasificación ampliamente admitida de STEBBINS (1971). Asimismo, no hemos observado en ningún cromosoma constricción primaria, pero dado el tamaño de los cromosomas no podemos postular que no tengan centrómero.

La aparición en varios táxones de números gaméticos consecutivos, tanto en plantas de distintas localidades (*S. canaliculata*, *S. camposii*, *S. fragilis*, *S. pentadactylis* subsp. *almanzori*, *S. moncayensis*, *S. intricata*, *S. pedemontana*, *S. cervicornis*, *S. cuneata* y *S. intricata*), como en células de un mismo individuo (*S. pentadactylis* subsp. *almanzori*), parece indicar que la aneuploidía es un fenómeno bastante extendido. Este hecho se puede constatar a partir de algunos de los datos previos de otros autores (tabla 3.1), y se comprueba con nuestros propios resultados.

Por tanto, podría ser uno de los mecanismos más importantes en la evolución citológica del grupo, tal y como ya comentara SOLTIS (1983: 1010) para *Saxifraga* en su conjunto.

Este fenómeno no sería exclusivo de nuestro grupo de estudio ya que, en otras del género, se ha encontrado también variabilidad intraespecífica en el número cromosómico: SKOVSTED (1934: 8) publicó para *S. granulata* los números  $n = 23-30$ ; FAVARGER (1965: 20-21) aportó para *S. muscoides*  $2n = 36-38$  y  $n = 18, 19$ , para *S. sedoides*  $2n = 62-65$  y  $n = 32$ , para *S. aphylla*  $n = 29-31$ , y para *S. exarata*  $2n = 20-22$ ; DAMBOLDT (1971: 705) obtuvo 5 números mitóticos para *S. moschata* ( $2n = 24, 26, 32, 34, 36$ ); JONES (en MOORE 1982: 79) halló  $2n = 62-66$  para *S. corsica*; y REDONDO & HORJALES (1989: 200, 201) aportaron  $n = 11, 22, 24, 26, 28$  para *S. granulata* y  $n = 13, 14$  para *S. spathularis*.

Las explicaciones sobre la variabilidad del número de cromosomas varían según los autores. Por un lado, KÜPFER (1972: 48) indica la presencia de numerosos cromosomas supernumerarios para explicar el variable número de cromosomas de *S. androsacea*, y en concreto de cromosomas B para *S. pentadactylis* (KÜPFER 1971: 181). Por otra, SOLTIS (1983: 1010) comprueba la existencia de numerosos cromosomas B en *S. virginensis*, no obstante admite que la aneuploidía predomina en *Saxifraga*. Sin embargo, los cromosomas supernumerarios no siempre han podido ser distinguidos en otras especies (KÜPFER 1972: 48) pues, aunque de menor tamaño, son similares a los más pequeños de los cromosomas A.

Desde un punto de vista evolutivo, FAVARGER (1965: 23) considera que la inestabilidad cariológica que se observa en el género se debe a que especies de ciertos grupos se encuentran en activa evolución. La explicación que proponen KÜPFER & RAIS (1983: 23) se basa en que la microevolución estaría siguiendo 3 caminos: especiación gradual, poliploidía y disiploidía. Por último, es de interés indicar la explicación de la historia evolutiva del género *Saxifraga* propuesta por

STEBBINS (1984: 7), por la cual acepta 3 clases de especies según el número de cromosomas (diploides, poliploides antiguos y poliploides recientes) correlacionados con el patrón latitudinal de distribución. Y así, considera que el género evolucionó desde elevadas latitudes y de cuyas especies se derivarían tanto las especies de climas templados como las de regiones alpinas situadas en bajas latitudes. Además, señala la aparición de poliploides artico-alpinos originados por la hibridación de táxones muy relacionados entre sí, ya que especiaron divergentemente y después se pusieron en contacto tras épocas de aislamiento.

Dado el escaso nivel de conocimientos cariológicos en el género *Saxifraga*, hay que ser muy prudente a la hora de discutir los hipotéticos mecanismos citogenéticos que hayan podido actuar.

Como dijimos anteriormente, en las especies del grupo estudiado parece existir una relación inversa entre el tamaño de los cromosomas y su número. Esta apreciación, junto a la mencionada apariencia puntiforme de los cromosomas, y el no haber observado en nuestro grupo constricción primaria de los cromosomas, nos indujo a plantearnos la posibilidad de que no tuvieran el centrómero localizado (HEILBORN 1924); fenómeno que proponen KONDO & LAVARCK (1984) para el filogenéticamente próximo género *Drosera*. No obstante, el que otras especies de *Saxifraga* de otras secciones, presenten claramente constricción primaria en los cromosomas mitóticos (WAKABAYASHI & OHBA 1990) nos hace dudar de aquella posibilidad.

Otra posible causa de variabilidad intraespecífica en el número de cromosomas son las aneuploidías cuantitativas: deleciones, duplicaciones y trisomías; pero, para demostrar dichos mecanismos, deberíamos haber encontrado univalentes, tetravalentes y trivalentes, respectivamente. SKOVSTED (1934: 11, 13) encontró en *S. granulata* dichas figuras



meióticas –e incluso hexavalentes–, sin embargo en dicha especie no se han corroborado los mencionados resultados en trabajos ulteriores.

Desgraciadamente no poseemos recuentos de todos los táxones incluidos en nuestro grupo de estudio, sin embargo creemos estar en disposición de comentar algunos aspectos filogenéticos del mismo. De los 24 táxones considerados, conocemos el número cromosómico de 20, siendo desconocido para *S. kitaibelii*, *S. maderensis*, *S. portosanctana* y *S. luizetiana*.

Teniendo en cuenta los datos cariológicos, así como los caracteres morfológicos más relevantes, podríamos distinguir dentro de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) principalmente 4 subgrupos de especies. 1) El subgrupo de *S. pentadactylis*: *S. pentadactylis* (n= 16, c.17), *S. intricata* (n= 16, 17), *S. losae* (n= 28), *S. moncayensis* (n= 30, 31) y *S. vayredana* (n= 31). 2) El subgrupo de *S. pedemontana*: compuesto por *S. pedemontana* (n= 20, 21), *S. cervicornis* (n= 21, 22) y *S. demnatensis* (n= 33). 3) El subgrupo de *S. canaliculata*: *S. canaliculata* (n= 26, 27), *S. camposii* (n= 30, 31, 32) y *S. fragilis* (n= 30, 31, 32, 33). 4) Con clara entidad, el subgrupo de *S. cuneata* (serie *Ceratophyllae* s.str.): *S. cuneata* (n= 18, 19), *S. trifurcata* (n= c.19, 22) y *S. babiana* (n= 20), posee sin embargo ciertas características morfológicas similares al subgrupo anterior. Por último, si atendemos a la morfología y al número cromosómico (n= c.26), *S. geranioides* no encajaría con claridad en ninguno de dichos subgrupos.

Todo ello nos induce a pensar que el grupo de estudio, circunscrito de acuerdo con autores previos (serie *Ceratophyllae* s.l.), no es del todo natural. En efecto, especies de la subsección *Triplinervium* no incluidas en la presente memoria doctoral parecen muy afines morfológica y cariológicamente a las estudiadas. Por ejemplo, *S. exarata* (n= 10, 11), *S. moschata* (n= 13, 14, 26), *S. hariotii* (n= 17), *S. cebennensis* (n= 16), *S. pubescens* (n= 13, 14), son especies que poseen más afinidades morfológicas y cariológicas con el subgrupo de *S. pentadactylis*, que algunos subgrupos de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) entre sí. Además, dichos táxones no incluidos en la serie *Ceratophyllae* (s.l.) pudieran ser parte de una serie aneuploide que habría tenido lugar en el subgrupo de *S. pentadactylis*.

Asimismo, el subgrupo de *S. pedemontana* (s.l.) pudiera corresponder a una corta serie aneuploide en la que *S. pedemontana* y *S. cervicornis* se correlacionan bien, mientras que *S. demnatensis* no acabaría de encajar desde el punto de vista citológico.

Los subgrupos de *S. canaliculata* y *S. cuneata*, parecen filogenéticamente muy próximos. La serie aneuploide de *S. cuneata*, *S. trifurcata* y *S. babiana* tiene suficiente entidad frente a las especies *S. camposii* y *S. fragilis*. Sin embargo, *S. canaliculata* presenta una morfología y número cromosómico intermedios entre un subgrupo y otro, por lo que pudiera interpretarse como "eslabón" en un posible proceso aneuploide de especiación.

Taxon	Recuentos previos	Recuentos propios
<i>S. babiana</i> *	—	n= 20
<i>S. camposii</i>	2n= 64 (JONES 1982)	
<i>S. camposii</i> subsp. <i>camposii</i>	—	n= 30, 31
subsp. <i>leptophylla</i>	—	n= 32
<i>S. canaliculata</i>	n= 26 (DAMBOLDT 1968); 2n= 52 (JONES 1982); n= 18? (REDONDO & HORJALES 1989)	n= 26, 27
<i>S. cervicornis</i>	2n= 42, n=21 (DAMBOLDT 1968); 2n= 42 (VILLA 1978); 2n= 44 (FAVARGER 1972); (JONES 1982); 2n= 26? (HAMEL 1954); (CONTANDRIOPOULOS 1962)	
<i>S. cuneata</i> *	n= 19 (DELAY & VIVANT 1978); 2n= 28? (HAMEL 1953)	n= 18, 19; 2n= c.38
<i>S. demnatensis</i>	n= 33 (GALLAND 1990)	
<i>S. fragilis</i> subsp. <i>fragilis</i>	2n= 60–66 (JONES 1982)	n= 33
subsp. <i>paniculata</i>	—	n= 33
<i>S. geranioides</i>	n= c.52 (JONES 1982); 2n= 32? (HAMEL 1953)	n= c.26
<i>S. intricata</i>	n= 17 (FAVARGER & KÜPFER 1968); (VIVANT & DELAY 1980) 2n= 34 (JONES 1982); 2n= 20? (HAMEL 1954)	2n= c.32; n= 16
<i>S. losae</i>	2n= 56 (VARGAS & LUCEÑO 1988)	2n= 56; n= 28
<i>S. moncayensis</i>	n= c.30 (FERNANDEZ CASAS 1975); 2n= 60 (JONES 1982)	n= 31
<i>S. pedemontana</i>	n= 21 (DAMBOLDT 1968); 2n= 40 (FAVARGER 1990)	
<i>S. pentadactylis</i>		
subsp. <i>pentadactylis</i>	n= 16+5B (KÜPFER 1971)	
subsp. <i>almanzorii</i>	n= 16 (KÜPFER 1971)	n= 16, 17
subsp. <i>willkommiana</i>	—	n= 16
<i>S. prostii</i>	2n= 32? (HAMEL 1954); (DAMBOLDT 1968)	
<i>S. trifurcata</i> *	2n= 28? (HAMEL 1954)	n= c.19,22
<i>S. vayredana</i>	2n= c.64 (JONES 1982)	n= 31

**Tabla 3.1** Resumen de los recuentos previos y de los obtenidos en la presente memoria doctoral de los táxones de la serie *Ceratophyllae* (s.l.). Con interrogante (?) se indican los recuentos dudosos y con asterisco (\*) las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.).

### 3.5. CONCLUSIONES

1 Desde un punto de vista citológico podemos confirmar la aparición esporádica de cromosomas supernumerarios, así como el retraso o adelanto en la migración de algún cromosoma para ciertas especies. Asimismo, hemos observado que de forma generalizada los cromosomas meióticos en metafase son puntiformes.

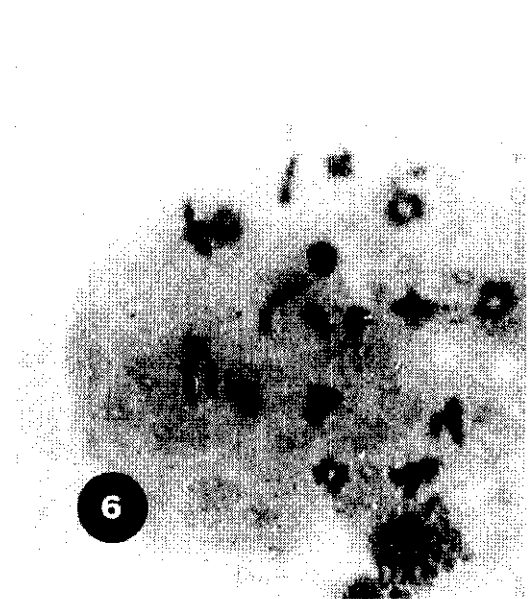
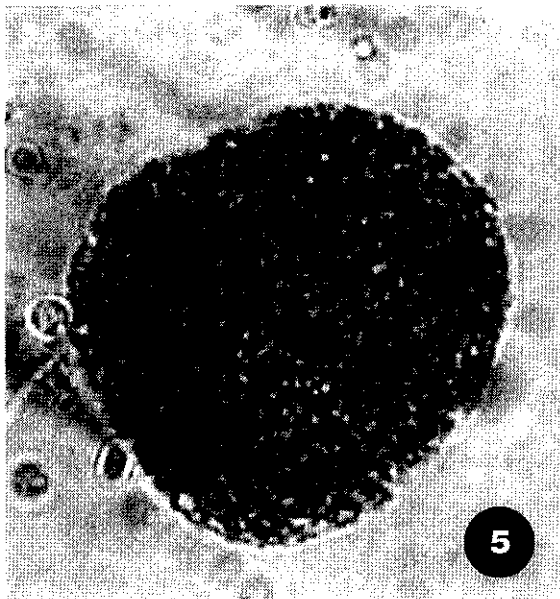
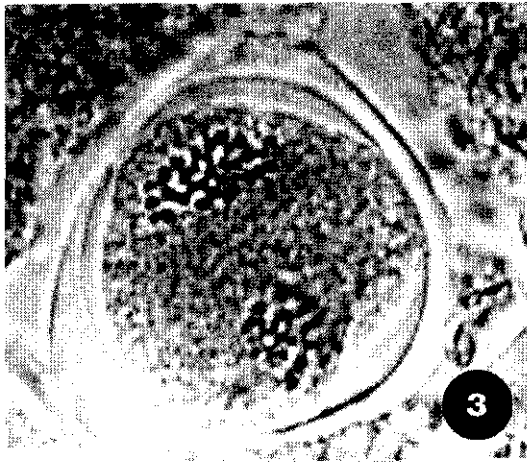
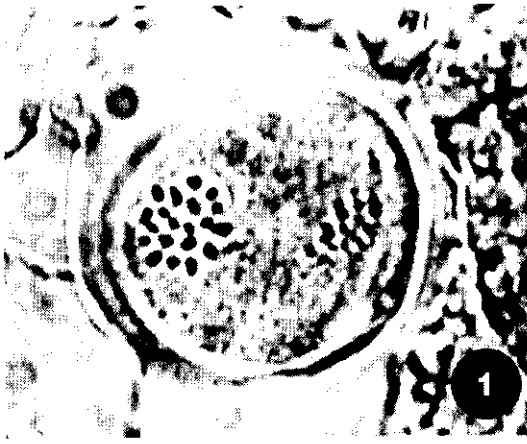
2 La aneuploidía pudiera ser uno de los mecanismos citogenéticos del cual se han valido táxones de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) para especiar.

Más aún, una aneuploidía ascendente podría ser responsable de número de cromosomas elevado que tienen algunas especies—por ejemplo *S. losae*, *S. moncayensis* y *S. vayredana*—, aun cuando no podemos descartar la poliploidía como mecanismo evolutivo en estos casos.

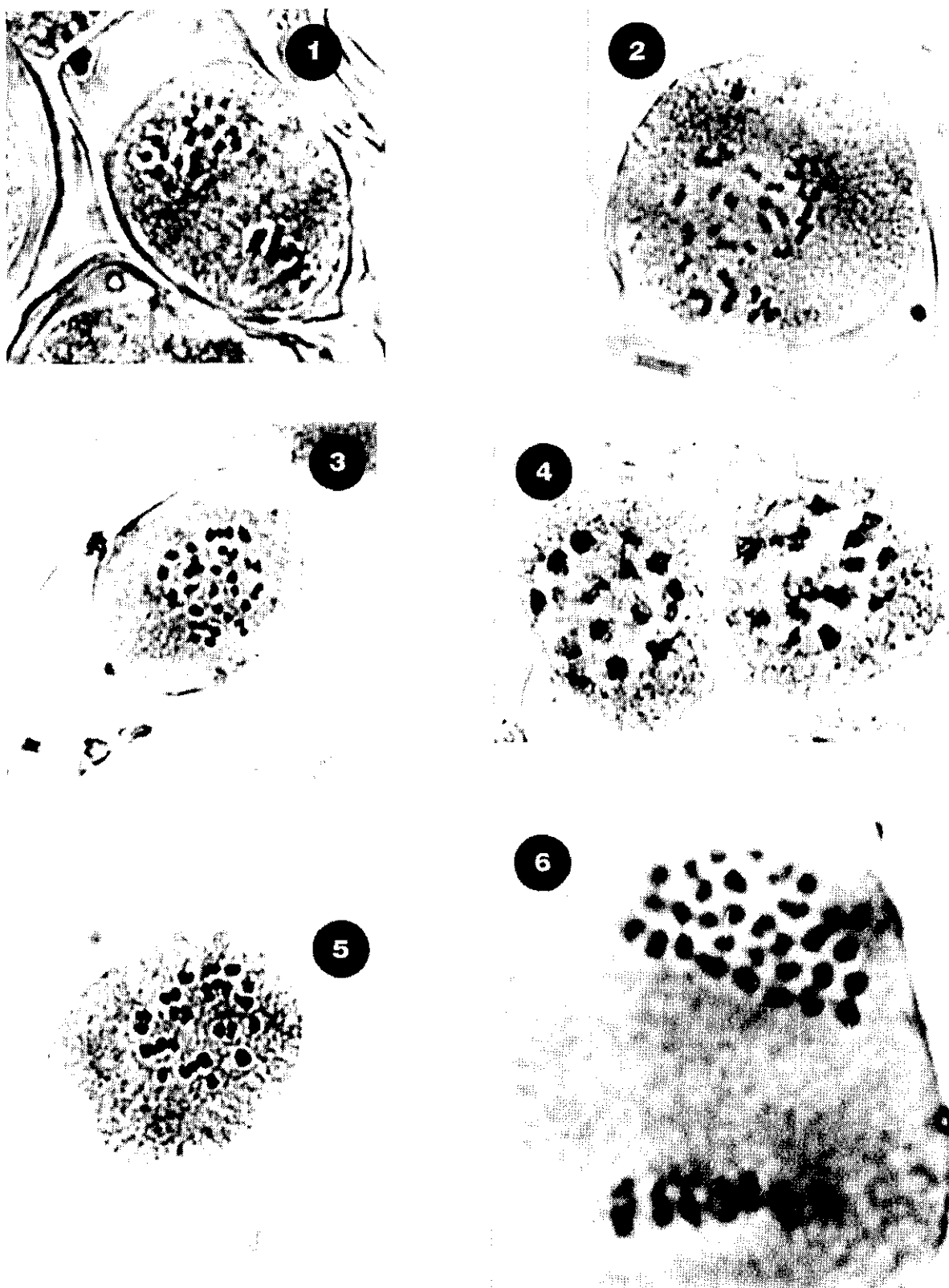
3 Si tenemos en cuenta los resultados cariológicos obtenidos, así como las características morfológicas más relevantes de las plantas estudiadas en la presente memoria doctoral, creemos que la serie taxonómica estudiada no es un grupo del todo natural, ya que fuera de ella quedan especies que creemos estrechamente emparentadas con las admitidas en dicha serie.

A excepción de *S. geranioides*, que no sabemos exactamente dónde quedaría circunscrita, en la serie *Ceratophyllae* (s.l.) podríamos distinguir 4 subgrupos de especies: subgrupo de *S. pentadactylis*—con *S. pentadactylis*, *S. intricata*, *S. losae*, *S. moncayensis* y *S. vayredana*—, subgrupo de *S. cuneata* (serie *Ceratophyllae* s.str.)—con *S. cuneata*, *S. trifurcata* y *S. babiana*, subgrupo de *S. canaliculata*—estrechamente emparentado al anterior, con *S. canaliculata*, *S. camposii* y *S. fragilis*—, y subgrupo de *S. pedemontana*—con *S. pedemontana*, *S. cervicornis* y *S. demnatensis*.

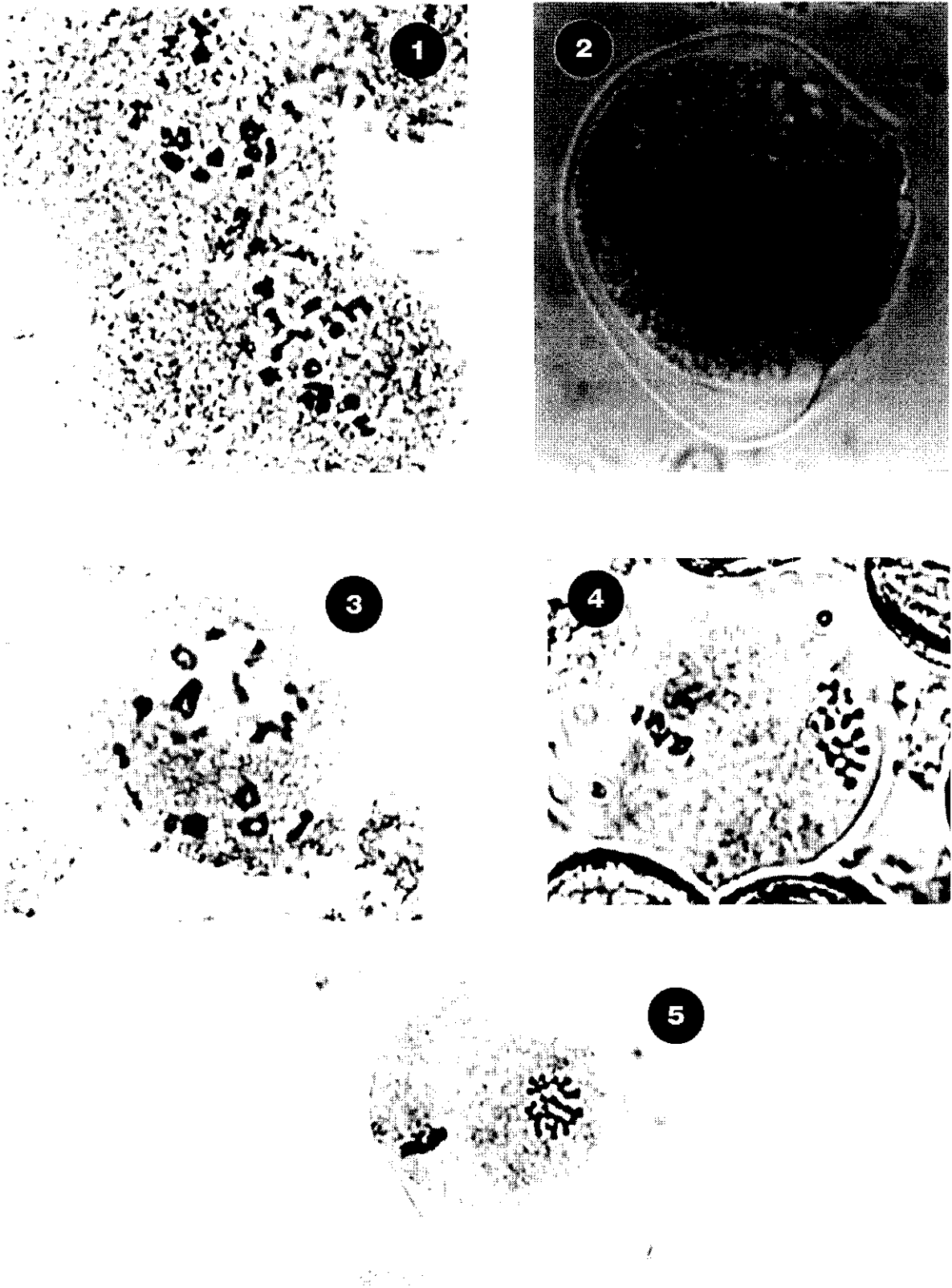
Se hace necesaria una investigación citogenética más profunda, y que comprenda un mayor número de poblaciones e individuos, para estimar con mayores garantías los mecanismos de evolución cariológica en las especies de las diferentes series taxonómicas de la sección *Saxifraga*.



**Lámina I.** Todas x 4000 aumentos. 1)-Anáfase I de *S. babiana*, n= 20 (LEON: Truébano). 2)Anáfase I de *S. camposii* subsp. *camposii*, n= 30 (GRANADA: Sierra de Loja, 2958PV). 3)Metáfase II de *S. camposii* subsp. *camposii*, n= 31 (JAEN: Sierra de Mágina, 2881PV). 4)Anáfase I de *S. camposii* subsp. *leptophylla*, n= 32 (ALBACETE: Calar del río Mundo, 58ML88). 5)Diacinesis de *S. canaliculata*, n= 27 (CANTABRIA: Hermandad de Campoo de Suso, 2513PV). 6)Diacinesis de *S. cuneata*, n= 19 (BURGOS: Oña, 1782Al).



**Lámina II.** 1) Anáfase I de *S. cuneata*,  $n=18$  (LA RIOJA: Montenegro de Cameros, 2894PV) (x 4000). 2) Diacinesis de *S. fragilis* subsp. *paniculata*,  $n=33$  (TERUEL: Albarracín, 3146PV) (x 4000). 3) Metáfase I de *S. fragilis* subsp. *fragilis*,  $n=33$  (TERUEL: entre Cantavieja y el puerto del Cuarto Pelado, 3148PV) (x 4000). 4) Diacinesis de *S. intricata*,  $n=16$  (LERIDA: Valle de Arán, 2911PV) (x 4000). 5) Metáfase de *S. losae*,  $n=28$  (LA RIOJA: Brieva de Cameros, 3169PV) (x 4000). 6) Metáfase II de *S. moncayensis*,  $n=31$  (GUADALAJARA: Pelegrina, 2882PV) (x 10.000).



**Lámina III.** Todas x 4000 aumentos. **1)** Diacinesis de *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana*, n= 16 (MADRID: laguna de Peñalara, 2946PV). **2)** Diacinesis de *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii*, n= 16 (AVILA: Plataforma de Gredos, 2941PV). **3)** Diacinesis de *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii*, n= 17 (AVILA: Plataforma de Gredos, 2941PV; mismo individuo que la anterior). **4)** Anáfase I de *S. trifurcata*, n= 22 (LEON: Sierra de la Cabrera, 2996PV). **5)** Metáfase II de *S. vayredana*, n= 31 (BARCELONA: Sierra de Montseny).

CAPITULO 4 QUIMICA<sup>1</sup>

## Índice del capítulo

4.1. Antecedentes y objetivos .....	47
4.1.1. Estudios previos .....	47
4.1.2. Objetivos básicos .....	48
4.2. Materiales y métodos .....	49
4.2.1. Materiales estudiados .....	49
4.2.2. Metodología .....	50
4.2.2.1. Técnicas de extracción de la fracción volátil .....	50
4.2.2.2. Técnicas analíticas utilizadas .....	52
4.2.2.3. Caracterización de los compuestos volátiles .....	53
4.2.2.4. Análisis estadísticos de datos .....	53
4.3. Resultados .....	54
4.3.1. Compuestos volátiles caracterizados .....	54
4.3.2. Comparación de las técnicas de extracción .....	54
4.3.3. Composición media de la fracción volátil .....	57
4.3.4. Análisis estadísticos de datos .....	63
4.3.4.1. Análisis de datos utilizando los 34 compuestos caracterizados (matriz de datos M1) .....	63
4.3.4.2. Análisis de los datos utilizando la matriz de áreas de retenciones relativas (matriz de datos M2) .....	66
4.4. Discusión .....	69
4.4.1. Técnicas de extracción .....	69
4.4.2. Componentes volátiles de los táxones estudiados .....	70
4.4.3. Análisis estadísticos de datos con fines quimiotaconómicos ..	73
4.4.4. Compuestos que caracterizan táxones .....	74
4.5. Conclusiones .....	74

## 4.1. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

## 4.1.1. Estudios previos

Aunque existen estudios puntuales de ciertas especies, el género *Saxifraga* ha sido muy poco estudiado desde el punto de vista químico.

Sobre *S. vayredana*, especie perteneciente al grupo de saxifragas analizadas en la presente memoria, IGLESIAS (1974) realizó un exhaustivo estudio quimiofarmacológico como parte de su tesis doctoral; determinó, entre otros compuestos, los glúcidos y mucílagos de esta planta, así como sus taninos. Asimismo, los ácidos fenólicos y los derivados de *S. vayredana* fueron también analizados por IGLESIAS (l.c.), al igual que PAWLOWSKA (1976) los determinó para *S. paniculata* Miller. Sin embargo, el mayor interés se ha centrado

en flavonoides, tanto para compararlos con los de otros géneros de saxifragáceas (BATE-SMITH 1954), como para buscar relaciones quimiotaconómicas entre especies de diversas secciones (JAY & LEBRETON 1965, ANDERSEN & OVSTEDAL 1988, MILLER & BOHM 1980). Igualmente, se han analizado flavonoides en ciertas especies con intención de aportar información que aclare la taxonomía de algunos grupos conflictivos de especies –ANDERSEN & OVSTEDAL (1988) para *S. hyperborea*, *S. cernua* y *S. svalbardensis*; BOHM, BHAT & MILLER (1984) para 4 especies norteamericanas–. Otros autores han aportado datos parciales sobre flavonoides de ciertas especies –IGLESIAS (1974) para *S. vayredana* y PAWLOWSKA (1976) para *S. paniculata*.

<sup>1</sup> El presente capítulo ha sido realizado en el Instituto de Química Orgánica de Madrid del Consejo Superior de Ciencias Científicas (C.S.I.C.) en colaboración con Joaquín Esteban y Jesús Sanz.

La presencia de sustancias resinosas, características de las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.l.), son conocidas desde muy antiguo por la denominación popular de "bálsamos" o "consueldas". Desde un inicio, consideramos que las resinas que cubren la totalidad de la planta proporcionan una importante barrera a la evapotranspiración de estas especies rupícolas, y que podrían presentar características específicas. Anteriormente, los componentes volátiles de los aceites esenciales sólo habían sido determinados para dos especies —una de nuestro grupo, *S. moncayensis* (SANTA CECILIA & AL. 1989), y otra perteneciente a una sección muy diferente, *S. stolonifera* Meerb. (KAMEOKA & AL. 1974, 1976)—. En ellas se han encontrado compuestos terpénicos (fundamentalmente diterpenos), ácidos grasos y *n*-alcanos. Por ello, planteamos un estudio de los aceites esenciales de las especies estudiadas en la presente memoria doctoral tendiente a conocer la composición volátil de dichas resinas, así como las posibles relaciones quimiotaxonómicas.

Sin embargo, existe una dificultad relacionada con el empleo quimiotaxonómico de las sustancias que forman un aceite esencial. Como demostraron BELL & CHARLWOOD (1980), en diversas especies pueden darse idénticos componentes que han sido originados a través de distintas rutas biosintéticas. Por ello, en realidad son las rutas biogenéticas y no las sustancias generadas las que tienen verdadero valor quimiotaxonómico.

En lo que se refiere a la composición porcentual del aceite esencial para una evaluación quimiotaxonómica, HEGNAUER (1962) sólo consideró aquellos componentes que están en una concentración de, al menos, un uno por ciento. Otros autores como GARCÍA VALLEJO (1973), GAVIÑA MÚGICA & TORNER OCHOA (1974), CULBERSON & CULBERSON (1976) y VELASCO NEGUERUELA & AL. (1982) consideran componentes fundamentales, aquellos que están en un porcentaje superior o igual al diez por ciento; componentes menores, los comprendidos entre 1 y 9,9 por ciento;

microcomponentes, los que se encuentran entre 0,1 y 0,9 por ciento; y trazas, aquellos que están por debajo de 0,1 por ciento. Sin embargo, consideramos que la aproximación más razonable y mayoritariamente aceptada en la actualidad, es la que proponen autores como TETENYL (1970), CULBERSON & CULBERSON (1976), entre otros, y que consiste en caracterizar el aceite esencial a través de todos los componentes en él determinables, ya que ésto refleja mejor el complejo acervo genético.

Respecto a la utilidad real o potencial de los diversos constituyentes volátiles de las esencias como caracteres taxonómicos, FLAKE & TURNER (1973), indican que los terpenos son caracteres ideales para su utilización taxonómica especialmente en los niveles genérico e infragenérico. De acuerdo con HARBONE (1968), las principales ventajas de la utilización de los terpenos para este propósito, residen en que pueden ser analizados con mucha precisión, mediante las modernas técnicas, utilizando pequeñas cantidades de muestra. Además, sus estructuras químicas son ampliamente conocidas, de tal forma que los nuevos componentes descubiertos durante las revisiones sistemáticas suelen poder identificarse rápidamente. Asimismo, los terpenos se encuentran ampliamente distribuidos en la naturaleza, por lo que pueden ser empleados en el estudio quimiotaxonómico de numerosos grupos vegetales. HARBORNE & TURNER (1984) indican que otros compuestos menos volátiles —tales como los alcanos— han sido también utilizados por diversos autores para delimitar quimiotaxonómicamente diversas categorías infragenéricas, e incluso especies.

#### 4.1.2. Objetivos básicos

El objetivo fundamental de este capítulo es aportar caracteres fitoquímicos —en concreto de los compuestos volátiles—



como una fuente más en el marco del estudio biosistemático de la serie *Ceratophyllae* (s.l.).

Además, consideramos de interés aportar información complementaria sobre la aplicación de técnicas quimiométricas con fines quimiotaxonómicos.

## 4.2. MATERIALES Y METODOS

### 4.2.1. Materiales estudiados

El material estudiado de los distintos táxones se indica a continuación:

#### *S. x alejandrei*

LA RIOJA: Sierra de Urbión, barranco del río Urbión, 30TWM1154, 1500 m, grietas de roquedos calizos, 12-VII-1991, Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2952PV.

#### *S. babiana*

LEON: Truébano, 29TQH4559, 1200 m, grietas de calizas, 15-IV-1992, leg. J. Aldasoro, 2959PV; La Babia, Truébano, 29TQH4559, 1200 m, grietas de calizas, 11-V-1992, leg. Vargas 2992PV.

#### *S. camposii* subsp. *camposii*

GRANADA: Loja, Sierra de Loja, 30SUG9805, 1400 m, grietas de calizas, 23-IV-1992, Vargas 2958PV. JAEN: Sierra de Mágina, pista del Cortijo de de los Prados, 30SVG5676, 1400 m, fisuras de calizas, marzo-1991, leg. Guzmán, Luceño & Vargas.

#### *S. camposii* subsp. *leptophylla*

ALBACETE: Calar del río Mundo, nacimiento del río, 30SWH45, 1100 m, 31-III-1988, leg. Guzmán, Luceño 58ML88 & P. Vargas.

ALBACETE: Sierra de Alcaraz, Cerro de los Pastos, 30-V-1992, S. Pajarón; Sierra de Alcaraz, Los Almenares, 20-V-1992, S. Pajarón.

#### *S. canaliculata*

ASTURIAS: Pola de Somiedo, lagos de Saliencia, 29TQH3570, 1900 m, grietas de calizas, 13-VI-1988, Aedo, Luceño & Vargas 2542PV; Pola de Somiedo, lagos de Saliencia, 29TQH3671, 1600 m, grietas de calizas, 12-V-1992, Vargas 2993PV. CANTABRIA: Hermandad de Campoo de Suso, Serna, monte Triquineja, 30TVN0165, 1000 m, fisuras de calizas, 11-VI-1988, leg. Aedo, Luceño &

Vargas 2513PV. LEON: Los Barrios de Luna, embalse Barrio de Luna, 30TTN6748, 1200 m, grietas de cuarcitas, 11-V-1992, Vargas 2991PV.

#### *S. cuneata*

PALENCIA: Grijera, 30TUN9841, 900 m, grietas de calizas, 11-VI-1988, Aedo, Luceño & Vargas 2514PV. SORIA: cañón del río Lobos, 30TVM9423, 16-V-1991, leg. Vargas 2893PV; Montenegro de Cameros, vertiente norte del puerto de Santa Inés, 30TWM1857, 1500 m, 16-V-1991, leg. Vargas 2894PV. LA RIOJA: Sierra de Urbión, barranco del río Urbión, 30TWM1154, 1500 m, grietas de rocas calizas, 12-VII-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2950PV. Sierra de San Lorenzo, 30TWM07, 1700 m, grietas de calizas, 9-VII-1992, Alejandro, Gil Zúñiga & Vargas 3090PV. Sierra de Urbión, barranco del río Urbión, grietas de roquedos calizos, 30TWM1154, 1500 m, 8-VII-1992, Alejandro, Gil Zúñiga & Vargas 3089PV.

#### *S. fragilis* subsp. *fragilis*

CASTELLON: Morella, base del castillo de Morella, 30TYL4400, 900 m, fisuras de roquedos calizos, 10-IV-1993, Vargas. HUESCA: Olvena, 23-V-1992, P. Catalán; pantano de La Peña, Santa María de la Peña, grietas de calizas, 6-VII-1992, M. Mayol. TERUEL: entre Cantavieja y el pto. del Cuarto Pelado, 30TYK1788, 1300 m, Vargas 3148PV.

#### *S. fragilis* subsp. *paniculata*

TERUEL: Sierra de Albarracín, afueras de Albarracín, fisuras de roquedos calizos, 30TXK3274, 1100 m, Vargas 3146PV.

#### *S. geranioides*

ANDORRA: puerto de Envalira, 31TCH9410, 2650 m, grietas de pizarras, 26-VI-1991, G. Nieto Feliner, J.E. Davis & A. Izuzquiza 2853GN.

#### *S. intricata*

LERIDA: pista forestal entre Arrós y Bergue, 1800 m, fisuras silíceas, 8-VII-1992, M. Mayol; pista forestal entre Arrós y Bergue, 2000 m, fisuras silíceas, 8-VII-1992, M. Mayol; Tredós, río Aguamoix, 31TCH2928, 1400, 30-V-1991,

leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas; puerto de la Bonaigua, 31TCH3724, 2000 m, fisuras silíceas, 30-V-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas.

***S. losae***

LA RIOJA: Anguiano, 30TWM1979, 800 m, grietas de roquedos calizos, 12-VII-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2957PV; Sierra de Urbión, barranco del río Urbión, 30TWM1154, 1500 m, grietas de rocas calizas, 12-VII-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2951PV; Sierra de Urbión, barranco del río Urbión, grietas de roquedos calizos, 30TWM1154, 1500 m, 8-VII-1992, Alejandro, Gil Zúñiga & Vargas 3088PV; Viguera, barranco de Arroyo Madre, roquedos calizos de umbría, 980-1130 m, 30TWM3984, 6-VI-1992, leg. J.A. Alejandro.

***S. moncayensis***

GUADALAJARA: Molina de Aragón, Hoz del río Gallo, ermita de la Hoz del río Gallo, 30TWL8420, 1100 m, fisuras de rodenos, 22-VII-1991, leg. Vargas 2956PV; Pelegrina, cañón del río Dulce, 30TWK3241, 900 m, fisuras de roquedos calizos, 13-5-1991, leg. Luceño & Vargas 2882PV. SORIA: Torrubia de Soria, Sierra de Costanaz, 30TWM7707, 1200-1300 m, grietas y repisas calizas del roquedo de la umbría, 2-VII-1980, Gil Zúñiga & Alejandro. TERUEL: Sierra de Cucalón, sobre Brea, 30TVL5645, 1200 m, 27-V-1991, leg. Luceño & Vargas 2898PV.

***S. pentadactylis* subsp. *pentadactylis***

ANDORRA: port Tristaina, El Serrat, 31TCH7621, 2120 m, grietas de roca silícea, 6-VII-1992, leg. S. Castroviejo 11918SC & al.

***S. pentadactylis* subsp. *almanzorii***

AVILA: Hoyos del Espino, La Plataforma, 30TUK1060, 1800 m, 5-VI-1991, leg. Luceño, Rosselló & Vargas.

***S. pentadactylis* subsp. *willkommiana***

MADRID: Sierra de Guadarrama, laguna de Peñalara, 30TVL1921, 9-VI-1991, leg. Luceño & Vargas 2946PV.

***S. portosanctana***

PORTUGAL: Archipiélago de Madeira, isla de Portosanto, XI-1992, leg. Franquinho & Costa.

***S. trifurcata***

LEON: Montes Aquilianos, 29TQH0302, 1500 m, grietas de roquedos calizos, 12-V-1992,

Vargas 2996PV.

***S. vayredana***

BARCELONA: Sierra de Montseny, pista que une las carreteras del Turó de l'Home y Santa Fe, 31TDG5323, 1000 m, 28-V-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2895PV; Sierra de Montseny, base de "les Agudes", exposición E, 31TDG5425, 1200 m, 28-V-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2896PV; Sierra de Montseny, base de "les Agudes", exposición E, 31TDG5425, 1100 m, 28-V-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2897PV.

## 4.2.2. Metodología

La preparación y acondicionamiento de las muestras tuvo lugar por desecación de rosetas foliares en habitación oscura, bien ventilada y a temperatura ambiente. Posteriormente, cada muestra se depositó en sobres de papel hasta el momento de la extracción.

### 4.2.2.1. Técnicas de extracción de la fracción volátil

El estudio de un aceite esencial presenta como inconveniente el que la composición del mismo depende de la técnica de obtención. Los procedimientos de extracción, normalmente extracción-destilación, modifican la composición del tejido vegetal debido a las diferentes volatilidades y solubilidades de sus componentes. De esta forma se enmascara la composición real del aceite presente.

Los sistemas de extracción de los componentes volátiles más extendidos son: extracción-destilación, extracción con disolventes, extracción con fluidos supercríticos, y, el recientemente propuesto, desorción térmica (ESTEBAN & AL. 1994).

Las técnicas de extracción utilizadas aquí son las siguientes:

### Extracción con disolventes

La extracción con disolventes (**EXT**) se realizó colocando la planta en el interior de un tubo de ensayo (400–800 mg) al cual se le añadió cantidad suficiente de disolvente orgánico (heptano, E. Merck, Darmstadt, Alemania) de manera que la planta quedara inmersa en el disolvente (LEATY & REINECCIUS 1984, COLEMAN 1992). El tubo de ensayo posteriormente se mantuvo durante 15 minutos en un baño de ultrasonidos, dejándose después durante 6 horas en reposo. Al cabo de este tiempo se llevó a cabo una centrifugación a 10000 r.p.m. durante 10 minutos. Se filtró y concentró el extracto obtenido por corriente de nitrógeno, guardando la muestra obtenida, hasta el momento de inyección, a  $-20^{\circ}\text{C}$ .

Posteriormente, algunos extractos de la especie tomada como control (*S. losae*), fueron sometidos a un proceso (**EXTDER**) de formación de derivados (GEHRKE & AL. 1969), basado en añadir N-(trimetilsilil)-imidazol (E. Merck, Darmstadt, Alemania) al extracto. Seguidamente se mantuvo el sistema de reacción a  $80^{\circ}\text{C}$  en estufa, se hidrolizó el exceso de reactivo y se inyectó la fase orgánica sililada.

### Extracción y destilación simultánea

La extracción y destilación simultáneas (**SDE**) es una combinación de la destilación en corriente de vapor y extracción con disolventes, realizadas de forma simultánea. El fundamento de la técnica SDE parte de un aparato de pequeña escala en la configuración, empleado cuando el líquido de extracción (pentano) tiene menor densidad que el agua (LIKENS & AL. 1964, GODEFROOT & AL. 1981, SANZ & AL. 1985). El método empleado es básicamente el propuesto por los fabricantes del aparato con leves modificaciones.

### Extracción con gases en condiciones supercríticas

La extracción con fluidos supercríticos (**SFE**) se basa en aprovechar el poder disolvente de un fluido supercrítico, que presenta unas propiedades físico-químicas especiales (altos valores de densidad y de coeficientes de difusividad, y bajos valores de viscosidad) que son las que proporcionan las ventajas de esta extracción con respecto a las extracciones líquido-líquido (HAWTHORNE & AL. 1993, MOYLER, 1990). En general, las propiedades de los fluidos supercríticos permiten la separación de fase en operaciones sólido-fluido y líquido-fluido.

En comparación, las principales ventajas se basan en la eficiencia mejorada de los tiempos de extracción, en el uso de un solvente de extracción generalmente no tóxico y barato, en su gran potencial de extracción de compuestos termolábiles, en la fácil separación de los solutos del solvente, en la posibilidad de realizar un fraccionamiento, en la compatibilidad con otras técnicas para acoplamiento "on-line", y en la posibilidad de seleccionar el tipo de extracción eligiendo la polaridad del fluido, su densidad y, en su caso, modificadores.

En concreto, en la extracción con fluidos supercríticos (**SFE**) se ha utilizado un extractor supercrítico analítico Hewlett Packard modelo 7680A (Avondale, PA, EE.UU.) para conocer dos tipos de extracciones variando las condiciones de la celda: una a 250 bar y  $50^{\circ}\text{C}$ , y la otra a 250 bar y  $40^{\circ}\text{C}$ . La celda de extracción fue de acero inoxidable (5 mL) y se colocó cada muestra (500mg) con lana de vidrio. La extracción se llevó a cabo en modo dinámico (flujo continuo) manteniendo ca. 3 mL/min. durante 40 minutos. El  $\text{CO}_2$  empleado en el proceso era de calidad supercrítica. Los extractos se recogieron en una trampa de bolas de acero, que se lavó cuatro veces con 1 mL de hexano cada vez. Los extractos se guardaron en refrigeración a  $-20^{\circ}\text{C}$  hasta el momento del análisis.

### Extracción por desorción térmica automática

La obtención de la fracción volátil de una planta por el método de desorción térmica (ATD) se basa en desorber bajo una corriente de nitrógeno a una temperatura controlada los compuestos responsables de su aroma, evitando las posibles interferencias ocasionadas por la matriz (ESTEBAN & AL. 1994). Las ventajas se basan en la poca cantidad de muestra que necesita (0,1–40 mg), la posibilidad de funcionamiento en modo automático acoplado a un sistema analítico y su adecuación para análisis de compuestos termolábiles. Estas propiedades hacen que la desorción-térmica sea el sistema ideal de extracción para realizar estudios quimiosistemáticos.

Además, como la desorción térmica permite extraer los compuestos volátiles tanto de sólidos como de líquidos, se han podido introducir los extractos heptánicos (EXT) a través del sistema de desorción térmica (EXTATD). La utilización de varias técnicas en cadena nos permite conocer la influencia de una de ellas sobre la composición inicial de la muestra.

En concreto, se ha utilizado un equipo Perkin Elmer modelo ATD 400 (Norwalk, Con., EE.UU.). Las condiciones de trabajo obtenidas tras una fase de optimización (véase ESTEBAN & AL. 1994) se resumen en una temperatura del horno de 180 °C, un tiempo de desorción primaria de 30 min., una temperatura de la línea de transferencia de 225 °C, un relleno de la trampa fría de Tenax GC, unas temperaturas superior e inferior de la trampa de 320 °C y –30 °C, respectivamente, una temperatura de la válvula de 225 °C, un tiempo de 4 min. de la trampa en la temperatura superior, unos flujos de los divisores de entrada y salida de 50 mL/min. y 75 mL/min., y un flujo de desorción del tubo de muestra de 50 mL/min.

#### 4.2.2.2. Técnicas analíticas utilizadas

A continuación describimos las técnicas analíticas utilizadas para la cuantificación de los

compuestos volátiles extraídos:

### Cromatografía de gases

El cromatógrafo utilizado para la cromatografía de gases (GC) fue un Perkin Elmer modelo Autosystem (Norwalk, Con., EE.UU.) equipado con un detector de ionización de llama (FID).

Las condiciones de trabajo fueron:

- Temperatura del detector: 275 °C.
- Inyector con división de flujo 1:30 y temperatura: 280 °C.
- Gas portador: Nitrógeno L-48. En todos los casos se trabajó a velocidades de gas portador próximas a la óptima dada por la ecuación de van Deemter.
- Horno. Se trabajó con un programa de temperatura que empieza a 150 °C (1 min.) con una rampa de 6 °C/min. hasta 230 °C (se mantuvo aquí 5 min.), incrementándose la temperatura a razón de 40 °C/min. hasta 280 °C (se mantuvo aquí durante 19 min.).

En los análisis de cromatografía de gases se ha empleado una columna capilar abierta (WCOT) de sílice vítrea, que ha sido hecha en el laboratorio, con una fase estacionaria SE-54, de 10 m de longitud, un diámetro interno de 0,25 mm y un espesor de fase de 0,2 µm.

Para registrar los distintos cromatogramas se utilizó un ordenador PC con el sistema de adquisición Perkin Elmer Nelson 1020 (Norwalk, Con., EE.UU.). Las áreas de pico, obtenidas mediante este integrador, se utilizaron directamente para la determinación cuantitativa.

### Cromatografía de gases/ espectrometría de masas

Los espectros de masas se registraron mediante cromatografía de gases acoplada a espectrometría de masas (GC/MS). El instrumental utilizado fue un cromatógrafo de gases Hewlett-Packard HP 5890A (San Jose, CA., EE.UU.) acoplado a un detector selectivo de masas HP 5971A, que consta de una fuente de ionización por impacto

electrónico (EI) a 70 eV, un filtro hiperbólico de cuadrupolo y un detector. El control en tiempo real del cromatógrafo de gases y detector de masas se llevó a cabo mediante el sistema de tratamiento de datos por el ordenador HP G1030A MS ChemStation.

Se utilizó una columna capilar (WCOT) de sílice vítrea con fase estacionaria OV-1, 24 m de longitud, 0,22 mm de diámetro interno y un espesor de fase 0,25  $\mu\text{m}$ .

#### 4.2.2.3. Caracterización de los compuestos volátiles

Los picos cromatográficos obtenidos se han caracterizado en primer lugar por su tiempo de retención. Este parámetro es constante para un compuesto dado cuando, como en nuestro caso, se mantienen constantes los parámetros de operación de la columna. En segundo lugar, se ha calculado su índice de retención según KOVATS (1958), con el fin de poder comparar, en caso necesario, los datos obtenidos en este trabajo con los conseguidos en otros laboratorios, para columnas de distintas características geométricas o de flujo pero de fase estacionaria equivalente.

Por otro lado, el espectro de masas permite una caracterización adicional de gran valor específico dada la gran información cualitativa que la fragmentación proporciona. Se ha podido registrar el espectro de la mayor parte de los picos detectados por cromatografía de gases, aunque en algunos casos no han resultado útiles debido a interferencias con otros picos o con el fondo de la columna. En algunos casos, retención y espectro de masas han permitido la identificación inequívoca del compuesto correspondiente, pues el espectro de masas suele permitir la identificación cualitativa a partir de la fragmentación cuando se trata de compuestos sencillos, o en otros casos se identificaron por comparación con los datos bibliográficos (MCLAFFERTY 1988, ADAMS 1989) cuando los compuestos son conocidos. Sin embargo, en muchos picos la identificación no ha sido posible dado el escaso conocimiento previo de la composición química de estas plantas, muy diferente a la de otros géneros.

#### 4.2.2.4. Análisis estadísticos de datos

El Análisis de Componentes Principales se empleó con el fin de estudiar la estructura interna de los datos, reduciendo su dimensión para resaltar la información más valiosa, y poner de manifiesto las relaciones subyacentes entre variables (MORRISON 1976). El Análisis de Correspondencias (GREENACRE 1984) indica la similitud presente entre variables y muestras, permitiéndonos simplificar y explicar las diferencias observadas al comparar las muestras. El Análisis de Conglomerados se empleó con vistas a conocer los agrupamientos naturales de las muestras.

Los 3 análisis no son supervisados, es decir, no utilizan la información de pertenencia de las muestras a grupos preestablecidos (WOLFF & PARSONS 1983). Entonces, para seleccionar las variables que mejor diferencian los dos grupos preestablecidos por nosotros (VARGAS 1991) para las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.l.), se aplicó el Análisis Discriminante por Pasos. Este análisis supervisado nos permite predecir el grupo al que pertenece una muestra desconocida utilizando una función basada en un número reducido de las variables iniciales.

Los cálculos han sido realizados utilizando el ordenador VAX 9200 del Centro Técnico Informático del Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Se han utilizado los programas 4M para Análisis de Componentes Principales, CA para Análisis de Correspondencias, 7M para Análisis Discriminante y 2M para Análisis de Conglomerados, todos ellos pertenecientes al paquete estadístico BMDP (DIXON 1988).

### 4.3. RESULTADOS

#### 4.3.1. Compuestos volátiles caracterizados

A partir de los resultados obtenidos por cromatografía de gases y cromatografía de gases/espectrometría de masas, se llevó a cabo la caracterización de los picos observados, con los resultados que se indican en la tabla 4.1. Los 34 compuestos volátiles que en ella figuran corresponden a un 99,9% (expresado en área total de los picos) de la fracción volátil de todas las muestras estudiadas.

En la citada tabla aparecen, además del número de orden que se utilizará como código en este trabajo, el tiempo de retención ( $t_R$ ) aproximado de cada pico —en las condiciones experimentales descritas en el apartado cromatografía de gases— y su índice de retención ( $IK_m$ ). En la columna "Caracterización" se indica el nombre del compuesto, —en los casos en que la identificación ha podido llevarse a cabo— o los iones más significativos del correspondiente espectro de masas. De esta forma, el conjunto de datos de retención y fragmentación permitirán identificar inequívocamente los compuestos encontrados en el caso de disponer de patrones o datos bibliográficos equivalentes. Por último, en la tabla 4.1 aparece la fórmula empírica (Fórm.) que, a partir de la fragmentación observada, se considera más probable para el compuesto en cuestión. Con los resultados cuantitativos obtenidos a partir de la medida de las áreas de picos correspondientes a las 64 muestras estudiadas se elaboró una matriz de datos (apéndice 2, véase al final del capítulo) de 64 columnas por 34 filas. Los datos del apéndice 2 muestran el porcentaje relativo de los 34 picos indicados en la tabla 4.1, para cada una de las 64 muestras estudiadas. Para su cálculo se ha supuesto que la respuesta cromatográfica es similar para todos los compuestos, lo que ocurre cuando sus estructuras son similares. En este caso, para cada uno de ellos puede

tomarse como concentración relativa la relación entre su área y el área total de los compuestos volátiles —esta magnitud es la que figura, expresada en tanto por ciento, en el apéndice 2—. Si el límite de detección es inferior al 0,1%, se indica con el símbolo "t" (traza).

Asimismo, en el apéndice 1 (véase al final del capítulo) se otorga el valor medio porcentual de las muestras para los 34 compuestos caracterizados de cada taxon estudiado. Dicha tabla resumen se ha confeccionado a partir de los porcentajes indicados en el apéndice 2.

#### 4.3.2. Comparación de los técnicas de extracción

Como consecuencia de que los distintos componentes de los aceites esenciales se fraccionan de distinta forma según el sistema de extracción, en un género tan poco conocido y complejo, resulta adecuado intentar conocer la variación de la composición como consecuencia del método de fraccionamiento empleado. Por ello, se han comparado las cuatro técnicas indicadas anteriormente: extracción con disolventes, extracción y destilación simultánea, extracción con gases en condiciones supercríticas y extracción por desorción térmica automática.

Inicialmente seleccionamos una especie (*S. losae*) para aplicarle los cuatro técnicas de extracción/cuantificación y conocer cual podía resultar el más idóneo. Entonces, se extrajeron muestras de un mismo individuo de *S. losae* para comprobar el efecto que la técnica tiene sobre la composición de la fracción volátil.

N° orden	t <sub>r</sub>	IK <sub>n</sub>	Caracterización	Fórm.
1	2.73	1430	Dihidroionona	C <sub>11</sub> H <sub>18</sub> O <sub>2</sub>
2	8.73	1958	Cembreno	C <sub>20</sub> H <sub>32</sub>
3	8.90	196	272(8,M <sup>+</sup> ), 161(100), 91(86), 79(71), 77(67)	C <sub>20</sub> H <sub>32</sub>
4	9.36	1995	272(10,M <sup>+</sup> ), 69(100), 81(83), 41(77), 93(60).	C <sub>20</sub> H <sub>32</sub>
5	10.44	2070	290(2,M <sup>+</sup> ), 81(100), 43(87), 95(73), 121(68), 95(73)	C <sub>20</sub> H <sub>34</sub> O
6	10.90	2099	290(25,M <sup>+</sup> ), 109(100), 43(89), 81(56), 95(53)	C <sub>20</sub> H <sub>34</sub> O
7	11.00	2107	290(2,M <sup>+</sup> ), 43(100), 95(79), 121(77), 177(89), 134(77), 119(81)	C <sub>20</sub> H <sub>34</sub> O
8	11.15	2118	3, 7, 11, 15-tetrametil, 2-hexadecen-1-ol	C <sub>20</sub> H <sub>34</sub> O
9	11.28	2127	290(2,M <sup>+</sup> ), 121(100), 177(81), 95(80), 134(75)	C <sub>20</sub> H <sub>34</sub> O
10	11.41	2137	290(2,M <sup>+</sup> ), 181(100), 55(81), 153(62), 97(61)	C <sub>20</sub> H <sub>34</sub> O
11	11.47	2140	280(2,M <sup>+</sup> ), 55(100), 181(73), 153(52)	C <sub>18</sub> H <sub>32</sub> O <sub>2</sub>
12	11.50	2142	288(1,M <sup>+</sup> ), 155(100), 43(83), 95(62), 177(43)	C <sub>20</sub> H <sub>32</sub> O
13	11.55	2146	288(10,M <sup>+</sup> ), 93(100), 91(83), 41(73)	C <sub>20</sub> H <sub>32</sub> O
14	11.60	2149	290(14,M <sup>+</sup> ), 109(100), 43(89), 149(52), 163(52)	C <sub>20</sub> H <sub>34</sub> O
15	11.90	2170	290(4,M <sup>+</sup> ), 84(100), 81(96), 55(64), 123(48)	C <sub>20</sub> H <sub>34</sub> O
16	11.95	2173	288(10,M <sup>+</sup> ), 79(100), 91(95), 93(91), 41(79)	C <sub>20</sub> H <sub>32</sub> O
17	12.10	2184	326(M <sup>+</sup> ), 43(100), 69(89), 81(88), 55(79)	C <sub>22</sub> H <sub>30</sub> O <sub>2</sub>
18	12.49	2211	288(2,M <sup>+</sup> ), 94(100), 79(29), 43(27), 177(22)	C <sub>20</sub> H <sub>32</sub> O
19	12.60	2219	296(1,M <sup>+</sup> ), 43(100), 68(77), 123(68)	—
20	12.85	2238	306(3,M <sup>+</sup> ), 93(100), 43(81), 121(52), 136(42)	C <sub>20</sub> H <sub>34</sub> O <sub>2</sub>
21	12.94	2245	322(1,M <sup>+</sup> ), 177(100), 69(43), 55(35), 95(35)	C <sub>22</sub> H <sub>26</sub> O <sub>2</sub>
22	13.03	2251	348(3,M <sup>+</sup> ), 43(100), 93(81), 177(58), 288(16)	C <sub>22</sub> H <sub>36</sub> O <sub>3</sub>
23	13.72	2298	288(1,M <sup>+</sup> ), 94(100), 137(62), 93(48)	C <sub>20</sub> H <sub>32</sub> O
24	14.00	2319	272(1,M <sup>+</sup> ), 69(100), 55(85), 95(81), 83(79)	C <sub>20</sub> H <sub>32</sub>
25	14.69	2364	288(1,M <sup>+</sup> ), 94(100), 137(62), 79(39), 43(31)	C <sub>20</sub> H <sub>32</sub> O
26	14.70	2365	306(12,M <sup>+</sup> ), 43(100), 109(52), 161(52)	C <sub>20</sub> H <sub>34</sub> O <sub>2</sub>
27	15.50	2411	336(1,M <sup>+</sup> ), 81(100), 95(81), 69(71), 71(66)	—
28	16.35	2465	348(2,M <sup>+</sup> ), 43(100), 81(80), 100(68), 95(58)	C <sub>22</sub> H <sub>36</sub> O <sub>3</sub>
29	16.91	2496	288(2,M <sup>+</sup> ), 57(100), 155(100), 95(67), 81(60)	C <sub>20</sub> H <sub>32</sub> O
30	17.29	2500	n-pentacosano	C <sub>25</sub> H <sub>52</sub>
31	21.04	2700	n-heptacosano	C <sub>27</sub> H <sub>56</sub>
32	24.99	2900	n-nonacosano	C <sub>29</sub> H <sub>60</sub>
33	29.06	3100	n-untriacontano (n-hentriacontano)	C <sub>31</sub> H <sub>64</sub>
34	33.58	3300	n-tritriacontano	C <sub>33</sub> H <sub>68</sub>

( N° de orden: n° del pico cromatográfico; t<sub>r</sub>: tiempo de retención; IK<sub>n</sub>: índice de retención de Kóvats; Caracterización: nombre del compuesto identificado o fragmentación del espectro de masas; Fórm.: fórmula empírica considerada).

**Tabla 4.1** Relación de componentes volátiles caracterizados o identificados en las saxífragas estudiadas.

Se observa que todas las técnicas utilizadas (excepto la SDE) dan unos perfiles cromatográficos similares de *S. losae*. Por tanto, parece lógico pensar que la composición obtenida es similar a la composición real que existe en la planta intacta (fig. 4.1, véase al final del capítulo).

En el caso de la extracción y destilación simulatáneas (SDE) se necesita someter la planta a temperaturas elevadas durante mucho tiempo en medio acuoso, por lo que los compuestos termolábiles se modifican y aparecen en menor proporción. Por tanto, se deduce de la tabla 4.5 que los compuestos 26, 27 y 28 deben de ser térmicamente lábiles, causa por la cual se descomponen originando otros más estables, el 14 y 15, diterpenos monooxygenados.

La técnica de extracción por desorción térmica (ATD) prácticamente no descompone los compuestos 27 y 28, tanto si la muestra se introduce sin tratamiento como si se introduce su extracto.

La extracción con fluidos supercríticos (SFE) se ha realizado usando dos temperaturas diferentes de la celda de extracción, (40 y 50 °C) sin observarse una variación importante en la solubilidad de los componentes en el fluido supercrítico. Una temperatura más baja en la celda de extracción aumenta la solubilidad de los componentes de mayor peso molecular.

Nº de orden de los compuestos identificados									
	14	15	26	27	28	30	31	32	33
EXT*	0,47	13,08	3,04	48,89	16,35	2,95	5,55	5,57	3,52
EXTDER	9,29	3,00	1,46	44,97	18,74	4,28	5,43	7,53	3,46
SDE	16,63	64,06	1,91	1,71	5,12	0,48	5,28	3,81	1,02
SFE <sup>a</sup>	25,32	2,25	1,02	40,23	8,11	3,52	9,67	7,33	2,55
SFE <sup>b</sup>	22,75	1,53	0,87	37,26	8,61	5,04	12,27	8,51	3,17
ATD	3,10	8,78	1,46	45,10	11,82	2,79	4,57	2,90	1,18
EXTATD	7,96	15,57	4,32	38,11	12,14	5,81	5,88	5,54	3,81

\* Media de los distintos extractos realizados expuestos en el apéndice 2.

SFE<sup>a</sup> y SFE<sup>b</sup>, corresponden a la temperatura de la celda de extracción de 50 °C y 40 °C.

**Tabla 4.5** Porcentajes de componentes volátiles para los principales compuestos, según el sistema de extracción en *S. losae*.



### 4.3.3. Composición media de la fracción volátil por taxon

La fracción volátil de 18 táxones se muestra en el apéndice 1 (véase al final del capítulo), donde se presenta la composición media porcentual de los 34 compuestos caracterizados. Asimismo, en la tabla 4.6 se muestra la composición cuantitativa total de compuestos volátiles de cada especie y del híbrido *S. x alejandrei*.

Todos los táxones estudiados presentan cantidades considerables de n-alcenos, principalmente de 25, 27, 29, 31 y 33

carbonos, siendo en algunos táxones como *S. babiana*, *S. camposii*, *S. cuneata*, *S. portosanctana* y *S. trifurcata* sus constituyentes principales.

No hemos utilizado distintas técnicas de extracción en *S. babiana*, *S. portosanctana* y *S. intricata* por el alto porcentaje de compuestos volátiles de elevado peso molecular (n-alcenos) obtenido por extracción con disolventes (EXT).

A continuación comentamos los resultados obtenidos para las otras 9 especies analizadas con diferentes métodos de extracción:

Táxon estudiado	valor máximo	valor mínimo	valor medio
<i>S. x alejandrei</i>	—	—	2,80
<i>S. babiana</i>	4,64	0,31	2,48
<i>S. canaliculata</i>	15,43	6,24	9,43
<i>S. camposii</i>	5,51	0,38	2,91
<i>S. cuneata</i>	10,45	2,98	4,78
<i>S. fragilis</i>	2,89	2,60	2,71
<i>S. geranioides</i>	4,68	4,68	4,68
<i>S. intricata</i>	5,77	4,35	4,87
<i>S. losae</i>	53,97	4,44	21,60
<i>S. moncayensis</i>	17,07	5,98	11,63
<i>S. pentadactylis</i>	12,63	1,95	8,30
<i>S. portosanctana</i>	—	—	0,26
<i>S. trifurcata</i>	1,50	0,34	0,54
<i>S. vayredana</i>	16,86	5,93	11,37

**Tabla 4.6** Composición cuantitativa de los compuestos volátiles de 14 especies analizadas, expresada en miligramos de compuestos volátiles totales por gramo de planta (mg/g). El patrón interno utilizado para obtener el cálculo fue el n-octadecano.

***S. camposii***

En este caso tampoco hemos utilizado para las muestras de esta especie distintas técnicas de extracción, debido a que las dos subespecies que engloba *S. camposii* presentan aproximadamente el 95% de sus constituyentes volátiles de tipo n–alcano. Además, aparecen compuestos muy poco volátiles que aparecen en el cromatograma después del minuto 30 y en una proporción considerable. Entre estos compuestos poco volátiles se ha localizado e identificado el *tetracosanoato de feniletilo*, presente además en *S. trifurcata*. La presencia de estos compuestos poco volátiles en *S. camposii* ha hecho que el *tritriacontano* se haya determinado sólo de forma cualitativa, y no cuantitativa.

Ello se deduce de los resultados cuando llevamos a sequedad un extracto heptánico –por la extracción EXT– de esta saxífraga, y el

resíduo sólido lo introducimos directamente en la cámara de ionización de un espectrómetro de masas de resolución media. Entonces se observa que obtenemos el registro de masas de un compuesto de 690.6 de peso molecular y cuyo registro es 690.6(M<sup>+</sup>, 44), 662.6(100), 663.9(35), 602.3(38), 571(13), 603.5(11), 664.9(11).

***S. canaliculata***

Los resultados que se exponen en la tabla 4.7 muestran que los componentes volátiles 11, 24, 31 y 32 son mayoritarios, cuando se utilizan diferentes técnicas de extracción. De nuevo se pone de manifiesto la presencia de un componente termolábil, el 24, que disminuye considerablemente en las extracciones SDE y ATD.

Nº de orden de los compuestos caracterizados									
	11	17	21	24	30	31	32	33	34
EXT	8,69	5,32	4,24	30,53	4,31	20,52	11,58	12,37	2,43
SDE	29,84	57,50	0,87	1,02	1,02	2,84	5,09	1,19	0,62
ATD	23,28	12,19	5,49	4,37	9,20	22,55	8,73	9,82	4,37

**Tabla 4.7** Porcentajes de componentes volátiles para los principales compuestos, según el sistema de extracción en *S. canaliculata*.

***S. cuneata***

Los resultados se exponen en la tabla 4.8 donde se observa variación en el perfil cromatográfico con las dos técnicas empleadas. La composición se basa en un 90% de compuestos n–alcanos, y las principales diferencias por las técnicas de extracción, indican se basan en que la extracción SDE

obtiene en elevada proporción un compuesto –indicado en la tabla 4.8 con un asterisco (\*)– monooxygenado de naturaleza sesquiterpénicano mencionado hasta ahora. Este compuesto debe de ser poco soluble en la fase heptánica.

Nº de orden de los compuestos caracterizados									
	*	8	9	19	30	31	32	33	34
EXT	2,44	0,34	0,07	0,35	0,49	3,05	48,20	40,47	4,59
SDE	23,30	4,41	1,19	1,93	10,98	20,91	30,35	6,32	0,61

\* Compuesto con  $t_r=5,77$ , registro de masas 220( $M^+$ ,19), 91(100), 41(58), 105(56).

**Tabla 4.8** Porcentajes de componentes volátiles para los principales compuestos, según el sistema de extracción en *S. cuneata*.

### *S. fragilis*

Los resultados se exponen en la tabla 4.9. Los componentes 7, 16, 18, 23 y 32 son mayoritarios. Los extractos (EXT) de las dos subespecies de *S. fragilis* presentan una composición semejante.

Se observa que la proporción del componente 23 (diterpeno monooxygenado insaturado) varía mucho en función de la técnica de extracción empleada, lo que nos

indica su naturaleza termolábil, pues al descomponerse origina los compuestos 7 y 16, diterpenos mucho más estables.

Además, se observa de nuevo que la extracción SDE produce una modificación muy importante en los componentes volátiles, muy superior a la originada por las demás técnicas que dan lugar a una composición similar.

Nº de orden de los compuestos caracterizados									
	6	7	16	18	21	23	30	31	32
EXT <sup>a</sup>	0,48	27,76	15,12	1,49	3,74	38,19	1,40	4,54	7,28
EXT <sup>b</sup>	0,42	25,84	15,52	0,98	0,98	47,12	0,99	2,97	5,20
EXTATD <sup>a</sup>	5,29	20,42	12,45	9,79	4,90	21,24	3,51	10,83	11,55
ATD <sup>a</sup>	9,25	48,77	18,60	3,05	1,95	12,11	0,73	1,94	3,60
SDE <sup>a</sup>	15,13	49,49	19,78	2,81	10,20	1,38	0,21	0,46	0,53

<sup>a</sup> *S. fragilis* subsp. *fragilis*

<sup>b</sup> *S. fragilis* subsp. *paniculata*

**Tabla 4.9** Porcentajes de componentes volátiles para los principales compuestos, según el sistema de extracción en *S. fragilis* subsp. *fragilis* y *S. fragilis* subsp. *paniculata*.

**S. geranioides**

Los resultados se exponen en la tabla 4.10, donde se observa que los componentes volátiles 5, 25, 32 y 33 son mayoritarios. El compuesto 25 es un diterpeno monoxigenado insaturado térmicamente inestable, que presenta una tendencia a perder una de las insaturaciones y originar por reordenación molecular los compuestos 5 y 23.

Al igual que en *S. losae* se observa que la extracción SDE es la técnica que más modifica la composición inicial de la muestra. Por otra parte, el resto de las técnicas originan un perfil cromatográfico semejante, destacando la elevada recuperación relativa del compuesto 25 con la extracción ATD.

Nº de orden de los compuestos identificados									
	5	18	23	25	30	31	32	33	34
EXT	10,23	3,41	6,14	29,33	0,47	7,11	23,39	17,87	2,04
EXTDER	5,56	3,16	5,03	51,70	1,38	3,91	13,03	14,97	1,26
SDE	79,79	2,84	12,10	3,49	0,31	0,30	0,39	0,59	0,19
ATD	8,94	9,10	5,95	36,81	4,60	7,51	17,91	8,65	0,54

**Tabla 4.10** Porcentajes de componentes volátiles para los principales compuestos, según el sistema de extracción en *S. geranioides*.

**S. moncayensis**

Los resultados se exponen en la tabla 4.11 donde se observa que los componentes 9, 23 y 32 son mayoritarios.

Como ya se ha indicado, el compuesto 23 es termolábil y muy sensible a la extracción SDE.

N° de orden de los compuestos caracterizados										
	1	9	12	15	23	30	31	32	33	34
EXT	2,37	32,75	1,57	4,95	29,13	3,28	6,54	10,87	7,25	1,29
ATD-GC	5,46	73,66	4,42	5,71	2,46	1,28	2,08	1,89	2,20	0,85

**Tabla 4.11** Porcentajes de componentes volátiles para los principales compuestos, según el sistema de extracción en *S. moncayensis*.

**S. pentadactylis**

Los resultados se exponen en la tabla 4.12 donde se observa que los componentes 6 y 32 son mayoritarios. La extracción SDE se caracteriza por extraer en mayor proporción los compuestos de volatilidad media, en este caso 2 y 3; además se obtuvo en elevada proporción

un compuesto no incluido hasta ahora, el *cembra-2,7,11-trien-4-ol*.

Los resultados de la extracción con disolventes (EXT) resultan similares a los de la extracción ATD.

Nº de orden de los compuestos identificados									
	2	3	*	6	20	30	31	32	33
EXT	11,00	4,18	1,98	42,14	9,14	5,15	5,74	12,70	6,52
SDE	24,76	16,11	21,72	26,85	6,98	0,65	1,32	0,96	0,55
ATD	3,75	2,00	1,50	44,74	14,27	2,64	9,53	8,21	9,28

\* Cembra-2,7,11-trien-4-ol ( $C_{20}H_{34}O$ )

**Tabla 4.12** Porcentajes de componentes volátiles para los principales compuestos, según el sistema de extracción en *S. pentadactylis*.

**S. trifurcata**

Los resultados se encuentran en la tabla 4.13 donde se han incluido dos nuevos compuestos (a y c) que no habían aparecido en las anteriores especies, por lo que se han considerado para explicar la variación que sufre la fracción volátil por las técnicas empleadas. La extracción SDE proporciona, una vez más, rendimientos más altos para los compuestos más volátiles. El compuesto "a" es un sesquiterpeno monooxygenado (éter o más

probablemente alcohol). Los compuestos "b" y "c", deben ser termolábiles pues desaparece cuantitativamente en la extracción SDE. Además, el compuesto "c" presenta una fragmentación simple pero fácilmente reconocible; curiosamente este compuesto se ha detectado también únicamente en los componentes poco volátiles hallados en *S. camposii*.

Nº de orden de los compuestos caracterizados								
	a	b	c	30	31	32	33	34
EXT	0,74	7,03	14,07	1,52	10,81	32,30	29,13	4,40
SDE	15,40	0,90	0,87	3,25	28,63	33,32	16,03	1,59

a Compuesto con  $t_r=5,02$ , registro de masas 220( $M^+$ , 8), 119(100), 91(92), 43(67), 162(62).  
b Compuesto con  $t_r=31,72$ , identificado tentativamente como tetracosanoato de fenilmetilo.  
c Compuesto con  $t_r=33,15$ , registro de masas 338( $M^+$ , 2), 255(100), 69(40), 95(37), 133(35).

**Tabla 4.13** Porcentajes de componentes volátiles para los principales compuestos, según el sistema de extracción en *S. trifurcata*.

***S. vayredana***

Los resultados se exponen en la tabla 4.14, donde se observa que los compuestos 6, 31 y 32 son mayoritarios. En *S. vayredana* las técnicas de extracción de las muestras no

modifican la proporción relativa de los componentes, por lo que no se ha observado ningún componente volátil termolábil en esta especie.

Nº de orden de los compuestos identificados									
	5	6	14	22	30	31	32	33	34
EXT	0,36	32,73	5,18	3,31	7,66	23,82	12,74	12,12	2,07
SDE	1,89	51,87	12,31	3,04	5,23	9,07	11,95	3,50	1,13
ATD	1,17	22,07	4,96	7,56	8,18	19,84	13,89	15,50	6,82

**Tabla 4.14** Porcentajes de componentes volátiles para los principales compuestos, según el sistema de extracción en *S.vayredana*.

#### 4.3.4. Análisis estadísticos de datos

Se realizaron dos tipos de análisis estadísticos manejando los datos desde dos puntos de vista diferentes.

Mediante uno de ellos utilizamos la información cromatográfica y, fundamentalmente, la obtenida por espectrometría de masas para caracterizar todos los compuestos presentes en cada muestra. Por el otro utilizamos grupos de perfiles cromatográficos como características propias de cada muestra. En el primer enfoque, se obtuvo una matriz de datos (M1) a partir del apéndice 2 (véase al final del capítulo), que tiene como variables las concentraciones de cada uno de los 34 compuestos caracterizados. En el segundo de los enfoques, la matriz de datos de partida (M2) se ha obtenido a partir del apéndice 3 (véase al final del capítulo), en la que se consideran como variables la suma de áreas relativas de los picos comprendidos entre 10 intervalos de tiempos de retención.

##### 4.3.4.1. Análisis de datos utilizando los 34 compuestos caracterizados (matriz de datos M1)

#### Análisis de Conglomerados

El dendrograma recogido en la figura 4.2 resulta de la aplicación del Análisis de Conglomerados (método de Ward) a las 64 muestras de *Saxifraga* estudiadas. La distancia euclídea se toma como medida de la similitud entre las muestras. Previamente estas variables fueron normalizadas (media=0 y desviación típica=1). A la vista del dendrograma se pone de manifiesto que existen agrupamientos a diversos niveles de las muestras de los mismos

táxones y de las especies, que se corresponden en cierta medida con la clasificación previa publicada por nosotros (VARGAS 1991).

#### Análisis Discriminante por Pasos Sucesivos

Los resultados del Análisis de Conglomerados indican una clara correlación entre composición química de cada muestra y el taxon al que pertenece la misma. Sin embargo en nuestro caso, el elevado número de especies estudiadas y el escaso número de muestras por especie hacen difícil la obtención de resultados totalmente fiables. Por ello, se ha tenido en cuenta una clasificación a nivel de serie —serie *Ceratophyllae* (s.str.) y serie *Pentadactylis*—, para obtener dos grupos y aplicar un Análisis Discriminante por Pasos. Entonces se realizó a partir de la matriz M1 dicho análisis para establecer cuántas variables de las 34 son necesarias para poder predecir inequívocamente a cuál grupo de los dos preestablecidos previamente pertenece una muestra de saxífraga. Se observó que con una sola variable —es decir, la concentración del untriacontano (compuesto identificado nº 33) de cada muestra—, es posible discriminar correctamente todas las muestras estudiadas.

Además, de las 34 variables iniciales, sólo 7 presentan un poder discriminante superior a 10 (tabla 4.15).

Nº de compuesto identificado	Poder discriminante (F)
8	16,56
15	11,38
19	30,53
30	24,08
32	180,00
33	347,09
34	51,00

**Tabla 4.15** Poder discriminante de las variables más importantes de la matriz M2.

De los anteriores resultados se puede extraer una función discriminante (F.D.) a partir de la cual conocida la concentración normalizada del

untriacontano se puede conocer el grupo al que pertenece la muestra:

$$F.D. = 1.118 V33 - 23.360$$

Si F.D. es mayor que 0 la muestra se clasifica en el grupo A (serie *Ceratophyllae*). Si F.D. es menor que 0 la muestra se clasifica en el grupo B (serie *Pentadactylis*). Con esta variable es posible clasificar el 100% de las muestras estudiadas (fig. 4.6).

No se han incluido en los cálculos las muestras de *S. camposii* porque el compuesto *tritiacontano* no ha podido ser cuantificado

(véase la caracterización de *S. camposii*); sin embargo, si aplicásemos la función discriminante para esta especie, claramente se incluiría en el grupo A (serie *Ceratophyllae*).

Tampoco se ha incluido el único híbrido estudiado procedente de una especie de cada serie, *S. x alejandrei*.



### Análisis de Componentes Principales

Los resultados de la aplicación del Análisis de Componentes Principales a la composición de los compuestos volátiles caracterizados en las saxífragas se obtuvieron a partir de una matriz

de covarianza de elevada complejidad. Se requieren 5 componentes para explicar el 90% de la varianza total de la matriz de datos, tal y como se indica en la tabla 4.16.

Nº de Factor	Varianza explicada	Proporción de la varianza explicada acumulada
1	1510,795	0,536
2	413,513	0,683
3	242,307	0,769
4	222,416	0,848
5	151,578	0,904

**Tabla 4.16** Varianza explicada por los distintos componentes principales.

En la figura 4.3 se representan las muestras en el plano definido por los ejes de los dos primeros componentes principales, que explican un 68,3% de la varianza total. En dicha figura cada muestra se representa por un punto, el cual se indica con una letra según el taxon al que corresponda dicha muestra. El componente principal 1 que explica un 53,6%, está altamente correlacionado con las variables cuyos  $n^{\text{os}}$  de orden son 31, 32 y 33 (los  $n$ -alcanos). Las variables con  $n^{\text{os}}$  de orden 6, 15, 27 y 28 contribuyen más a definir el componente principal 2 que explica un 14,7% de la varianza total. Numerosas muestras correspondientes a las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.) se agrupan compactamente en la zona del espacio con valores positivos para el componente principal 1 y negativos para el componente principal 2, excepto para algunas muestras de *S. trifurcata*. Sin embargo, la serie *Pentadactylis* es poco compacta y menos uniforme, y además las muestras de *S. vayredana* y *S. camposii* se sitúan próximas a las de las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.).

El tercer componente principal que explica el 8,6% de la varianza total, está altamente correlacionado con las variables con  $n^{\text{os}}$  de orden 6, 7, 9, 16, 23 y 31. La representación de las muestras en el plano definido por éste y el componente principal 1 se muestra en la figura 4.4. Los resultados son comparables a los obtenidos para los componentes principales 1 y 2. Las muestras de *S. camposii* se localizan siempre muy próximas a las de las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.).

En la figura 4.5 se observan las muestras en una disposición próxima al componente principal 3 —excepto *S. losae*— y bien alejada del componente principal 2.

Por último, en las figuras 4.3, 4.4 y 4.5 la localización del híbrido *S. x alejandrei* es claramente intermedia a la de sus progenitores, *S. losae* y *S. cuneata*.

### Análisis de Correspondencias

La aplicación del Análisis de Correspondencias nos confirma lo observado con los anteriores análisis. La matriz de estudio

presenta una elevada complejidad, y se necesitan 5 ejes para explicar el 91% de la varianza.

Nº de ejes	Varianza explicada	Proporción de la varianza explicada acumulada
1	0,683	0,338
2	0,448	0,560
3	0,414	0,765
4	0,183	0,856
5	0,109	0,910

**Tabla 4.17** Varianza explicada por el Análisis de Correspondencias

#### 4.3.4.2. Análisis de los datos utilizando la matriz de áreas de retenciones relativas (matriz de datos M2)

Creemos que en muchas ocasiones no es posible utilizar la cromatografía de gases/espectrometría de masas (GC/MS) en el marco de un estudio biosistemático. Por ello, hemos intentado simplificar un método a partir de las muestras obtenidas por cromatografía de gases-detector de ionización de llamas (GC-FID). Para ello, se procedió a elaborar una matriz de datos donde las variables consideradas no fuesen compuestos caracterizados, sino áreas del cromatograma con distinta retención.

Así pues, dividimos el cromatograma general de la extracción EXT (véase la figura 4.1) en 10 regiones diferentes, cada una de las cuales se consideró como una variable. Resultó una matriz (M2) compuesta no ya por 34 sino por 10 variables —denominadas V1, V2,...,V10— y 64 muestras (véase el apéndice 3 del final del capítulo). Con ella se procedió a un estudio estadístico nuevo.

Nº de variable	$t_R$ inicial	$t_R$ final
1	2.50	2.90
2	2.90	11.1
3	11.1	12.5
4	12.5	13.5
5	13.5	14.5
6	14.5	17.4
7	17.40	21.2
8	21.20	25.10
9	25.10	29.30
10	29.30	33.90

**Tabla 4.18** Relación de las variables consideradas según las áreas obtenidas por los diferentes tiempos de retención.

### Análisis de Conglomerados

El dendrograma recogido en la figura 4.7 resulta de la aplicación del Análisis de Conglomerados (método de Ward), según la matriz de datos M2. La distancia euclídea se toma como medida de la proximidad entre las muestras. Previamente estas variables fueron estandarizadas (media=0 y desviación típica=1). A la vista del dendrograma obtenido se pone de manifiesto que existen ciertos agrupamientos de las muestras de una misma especie, y entre las de las especies de una misma serie taxonómica. Sin embargo, de los grupos propuestos por nosotros (VARGAS 1991) se observa que *S. camposii* se halla próxima a la serie *Ceratophyllae* (s.str.).

### Análisis Discriminante por Pasos Sucesivos

Con el fin de encontrar las variables que mejor discriminan los dos grupos de saxífragas –series *Ceratophyllae* (s.str.) y *Pentadactylis*–, se ha aplicado el Análisis Discriminante por Pasos Sucesivos a las 64 muestras estudiadas. Las variables seleccionadas por esta técnica son las 8, 9 y 10, lográndose un 98,4% de clasificación correcta de estos grupos. Sólo una muestra de la serie *Ceratophyllae* (s.str.) (*S. portosanctana*) ha sido “incorrectamente” clasificada en el otro grupo, esto es, en la serie *Pentadactylis* (véase la fig. 4.8).

La tabla 4.19 muestra las variables que presentan un poder discriminante (F) superior a 10.

Nº de variable	2	3	4	5	7	9	10
Poder discriminante	11,76	34,41	11,53	18,29	20,16	111,99	159,52

**Tabla 4.19** Variables con un poder discriminante (F) superior a 10 y su valor.

Con 3 variables es posible predecir el grupo de la muestra de procedencia en un

98,4% de los casos utilizando las siguiente función de clasificación:

$$F.D. = -1.978 - 0.081 V8 + 0.045 V9 + 0.090 V10$$

Si F.D. es mayor que 1 la muestra se clasifica en el grupo A (serie *Ceratophyllae*). Si F.D. es menor que 1 la muestra se clasifica en el grupo B (serie *Pentadactylis*). No se ha incluido en los cálculos el híbrido estudiado procedente de una especie de cada serie, *S. x alejandrei*.

### Análisis de Componentes Principales

Como resultado de aplicar el método de componentes principales a la matriz de datos

M2 se observa que con 5 componentes se explica el 98,40% de la varianza (tabla 4.20).

Se observa que *S. x alejandrei*, híbrido de *S. losae* y *S. cuneata*, se localiza en el espacio entre los progenitores.

Nº de	Varianza	Proporción de la
1	864,880	0,5262
2	443,716	0,7962
3	163,149	0,8954
4	103,149	0,9586
5	42,168	0,9842

**Tabla 4.20** Varianza explicada por los distintos Componentes Principales.

## Análisis de Correspondencias

En la figura 4.9 se representan las muestras en el plano definido por los dos primeros ejes que explican el 75,0% de la varianza total. El primer eje, que explica un 43,45%, está altamente correlacionado con las concentraciones de las variables 1, 2, 3, 6, 9 y 10, fundamentalmente la 6. Las concentraciones de 2, 4, 5 y 6 contribuyen más a definir el segundo eje que explica un 31,5% de la varianza total.

Mientras se observa una gran agrupación en las muestras del grupo B (serie *Ceratophyllae*), en el grupo A (serie *Pentadactylis*) existe una mayor dispersión. En el plano definido por los dos ejes no se logra una total separación entre los grupos debido a que las muestras de *S. camposii* se aproximan a *S. trifurcata*. Las muestras del grupo B se relacionan positivamente con el primer eje en todos los casos y, por tanto, tienen concentraciones muy elevadas de las variables 9 y 10. Estas muestras están poco afectadas por el eje 2.

## 4.4. DISCUSIÓN

### 4.4.1. Técnicas de extracción

#### Destilación (SDE)

Es el método menos aconsejable, al extraer en menor proporción los compuestos de baja volatilidad, mayoritarios en este género, y sobre todo al presentar importantes problemas de decomposición de compuestos térmicamente lábiles, presentes en varias de las especies estudiadas.

#### Extracción con fluidos supercríticos (SFE)

El método es prometedor, aunque en algunos casos puede ser necesario controlar la temperatura o añadir modificadores para conseguir la extracción de los compuestos de interés. Al no ser un método asequible sólo se ha utilizado en dos ocasiones, por lo que es difícil evaluar sus resultados.

#### Desorción térmica automática (ATD)

Aunque fue considerado en principio poco útil para este tipo de plantas, ha dado resultados aceptables excepto en los casos en que los compuestos mayoritarios son de baja volatilidad. Sin embargo, el carácter volátil de las muestras ha hecho necesario emplearlo ante especiales condiciones de análisis. Por otro lado, su efecto negativo sobre los componentes lábiles es muy inferior al de la destilación (ESTEBAN & AL. 1994).

#### Extracción con heptano (EXT)

Los resultados obtenidos justifican la elección de este método de fraccionamiento para el análisis cuantitativo de forma generalizada. Aunque en ciertos casos el uso de otro disolvente más polar hubiera dado lugar a una extracción más completa de algunos compuestos, la complejidad de la fracción obtenida es similar a la que presentan las fracciones preparadas por extracción supercrítica. Por tanto, se trata del método más sencillo y asequible para obtener aproximadamente inalterados los compuestos de media y ,principalmente, baja volatilidad, que son los compuestos mayoritarios en los aceites esenciales de las saxífragas estudiadas.

#### 4.4.2. Componentes volátiles de los táxones estudiados

##### Composición volátil general

A partir de los resultados obtenidos, podemos concluir que desde el punto de vista analítico el estudio de los componentes volátiles de plantas del género *Saxifraga* presenta dos dificultades fundamentales. En primer lugar, sus componentes más característicos son de naturaleza terpénica, y no se encuentran entre los más comunes propios de otras especies vegetales. Su identificación segura requeriría por tanto un complejo proceso de aislamiento y determinación estructural, lo cual queda fuera del enfoque de este estudio al precisarse una gran cantidad de planta de partida, que en muchos casos no es disponible, y sobre todo una muy elaborada metodología química. Queda sin embargo constancia de que la riqueza química de este género podría ser de interés a equipos de investigación especializados en el campo de los productos naturales.

Dada su compleja composición química, el estudio de su fracción iónica requiere el empleo de una técnica de gran poder de resolución como la cromatografía de gases. Esta técnica requiere un paso previo de fraccionamiento con el fin de eliminar los compuestos de muy baja volatilidad que interfieren en el análisis.

La segunda dificultad que presenta el análisis también está relacionada con su especial composición química. Existen diversas técnicas, aplicables con carácter general a diversas muestras vegetales, que permiten en la mayor parte de los casos separar una fracción volátil del resto no volátil. En el caso de las saxífragas la separación no es tan clara, al presentar fundamentalmente compuestos de volatilidad media ( $n$ -alcanos) y baja. Por otro lado, algunos de estos compuestos son térmicamente lábiles, pudiendo descomponerse cuando se aplica un método de fraccionamiento como la destilación o desorción térmica. El empleo de la cromatografía de líquidos, que evitaría estos problemas, es imposible de aplicar debido a su bajo poder de resolución en comparación con la de gases.

A pesar de estos problemas, es posible, como veremos a continuación, utilizar una adecuada información sobre la química de estas plantas con fines taxonómicos.

##### Aplicación quimiotaxonómica

Los compuestos volátiles que aparecen de forma mayoritaria son los alcanos, es decir hidrocarburos de cadena larga de fórmula general  $\text{CH}_3(\text{CH}_2)_n\text{CH}_3$ , que generalmente se presentan en el rango de  $\text{C}_{25}$ – $\text{C}_{35}$  átomos de carbono (véase la tabla 4.21). De todos ellos, los que constituyen las ceras son los alcanos que poseen principalmente entre  $\text{C}_{27}$  y  $\text{C}_{31}$  átomos de carbono, precisamente los más frecuentes en muchos grupos de plantas superiores. En la mayor parte de las especies de dichos grupos, la posesión de un determinado tipo de alcano carece de valor taxonómico, sin embargo, las variaciones cuantitativas aportan una información de quimiotaxonómica de cierto valor para ciertos géneros estudiados. Algunos autores han encontrado importantes variaciones cuantitativas interespecíficas: EGLINTON & AL. (1962) para diferentes especies de crasuláceas, MECKLENBURG (1966) para especies de *Solanum*, SORENSEN & AL. (1978) para 3 especies de *Arbutus*. A niveles supraespecíficos, fue descartado el valor de los alcanos para 13 familias y 21 géneros estudiados por EGLINTON & HAMILTON (1963), mientras que HERBIN & ROBINS (1968) lo consideraron de gran interés para diferenciar categorías infragenéricas de 64 especies estudiadas de *Aloe*.

En nuestro caso, no hemos obtenido claras diferencias quimiotaxonómicas interespecíficas, si bien existen ciertos compuestos en cantidades características para algunas especies de la serie *Pentadactylis* (véase el apéndice 1 del final del capítulo). Entre ellos, caben destacarse ciertos porcentajes relativos con respecto al total de los compuestos volátiles: en *S. canaliculata* el compuesto

24 ( $C_{20}H_{24}$ ) entre el 23% y 41%; en *S. fragilis* los compuestos 7 ( $C_{20}H_{34}O$ ) entre un 18% y 34%, y 23 ( $C_{20}H_{32}O$ ) entre 27% y 51%; en *S. geranioides* el compuesto 25 ( $C_{20}H_{32}O$ ) en un 28%; en *S. intricata* el

compuesto 21 ( $C_{26}H_{22}O_2$ ) entre 13% y 21%; en *S. losae* los compuestos 15 ( $C_{20}H_{34}O$ ) entre 7% y 14%, y 27 entre 32% y 53%; en *S. moncayensis* los compuestos 9 ( $C_{20}H_{34}O$ ) entre 18% y 42%, y 23 ( $C_{20}H_{32}O$ ) entre 14% y 40%; en *S. pentadactylis* el compuesto 6 ( $C_{20}H_{34}O$ ) entre 25% y 48%; y en *S. vayredana* también el compuesto 6 ( $C_{20}H_{34}O$ ) entre 29% y 49%. La única especie analizada (*S. moncayensis*) por otros autores (SANTA CECILIA & AL. 1989: 516) mostró un compuesto ( $C_{20}H_{34}O$ ) que suponía el 58,2% del total de los compuestos volátiles.

Por otro lado, es de gran interés señalar que las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.) –además de *S. camposii*– presentan unas cantidades de alcanos muy superiores a las del resto de las especies estudiadas en la presente memoria doctoral (véase la tabla 4.21). En concreto, el porcentaje del compuesto con número de orden de caracterización 33 –es decir el untriacontano– discrimina

inequívocamente al 100% de las muestras de las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.) y de *S. camposii*, frente a las del resto de las especies (véase el apartado 4.4.3. "Análisis Discriminante por Pasos Sucesivos").

Además, tal y como se deduce de los resultados de los análisis estadísticos (véase el apartado 4.4.3), existe escasa variabilidad intraespecífica en la composición química de los compuestos volátiles (véase el apéndice 2 del final del capítulo).

Por último, cabe destacarse que la composición química de los compuestos volátiles del híbrido *S. x alejandreii* es claramente intermedia entre sus progenitores –*S. cuneata* y *S. losae*, especies que pertenecen a distintas series taxonómicas. Ello se refleja tanto en los porcentajes relativos del apéndice 2 (véase al final del capítulo) como en todos los análisis estadísticos empleados. Análogamente ocurre para los compuestos terpénicos de diferentes especies vegetales de otros géneros que también presentan aceites esenciales (véase HARBORNE & TURNER 1984: 60).

Táxones	compuestos no alcanos	n-alcanos
SA	42,02%	57,98%
SBA*	1,92%	98,08%
SCA	48,79%	51,21%
SCC	4,98%	95,02%
SCL	3,8%	96,2%
SCU*	0,82%	99,18%
SFF	84,33%	15,67%
SFP	87,56%	12,44%
SGE	50,14%	49,86%
SIN	26,83%	73,17%
SLO	83,52%	16,48%
SMO	71,38%	28,62%
SPP	69,79%	30,21%
SPW	85,56%	14,44%
SPA	77,73%	22,27%
SPO*	0%	100%
STR*	0%	100%
SVA	42,59%	57,41%

**Tabla 4.21** Porcentajes de alcanos y de compuestos volátiles no alcanos en los táxones estudiados en la presente memoria doctoral. Los táxones se han ordenado alfabéticamente y se han marcado con un asterisco (\*) las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.). [SA: *S. x alejandrei*, SBA: *S. babiana*, SCC: *S. camposii* subsp. *camposii*, SCL: *S. camposii* subsp. *leptophylla*, SCU: *S. cuneata*, SFF: *S. fragilis* subsp. *fragilis*, SFP: *S. fragilis* subsp. *paniculata*, SGE: *S. geranioides*, SIN: *S. intricata*, SLO: *S. losae*, SMO: *S. moncayensis*, SPP: *S. pentadactylis* subsp. *pentadactylis*, SPW: *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana*, SPA: *S. pentadactylis* subsp. *almanzonii*, SPO: *S. portosanctana*, STR: *S. trifurcata*, SVA: *S. vayredana*].



### 4.4.3. Análisis estadísticos de datos con fines quimiotaconómico

#### Análisis de Conglomerados

Los resultados de un análisis jerárquico, realizado a partir de las matrices de datos M1 y M2 aparecen en las figuras 4.2 (matriz M1) y 4.7 (matriz M2). Los dendrogramas obtenidos son típicos de una matriz muy compleja, en la que es difícil conseguir un número fijo de agrupaciones. La zona de corte es más terminal en el dendrograma de la figura 4.2 para 8–12 grupos, y más basal en dendrograma de la figura 4.7 para 5–15 grupos. Por tanto, las agrupaciones son menos claras en este último caso.

De cualquier manera, las muestras de una misma especie aparecen razonablemente agrupadas –hay que hacer notar que no se ha utilizado en ningún momento la identificación botánica de las muestras–. La coincidencia es menor, aunque sigue siendo elevada, en el caso del dendrograma de la figura 4.7. Este resultado es lógico, ya que en su matriz de procedencia (M2) pueden haberse considerado como equivalentes compuestos de similar retención pero muy distintos químicamente.

#### Análisis Discriminante por Pasos Sucesivos

Este análisis es el único supervisado que hemos utilizado. No obstante, nuestras matrices de datos no son las más ideales para realizar un Análisis Discriminante, ya que el número de muestras por grupo –si los grupos a discriminar fueran todas y cada una de las especies– es muy inferior al de variables (34 para la matriz M1, 10 para la M2). Otra cosa sería hacer análisis discriminantes parciales de dos o tres especies. Dado que se incluyeron en la matriz las 64 muestras, lo que nos pareció más apropiado fue el considerar únicamente dos grupos: serie *Ceratophyllae* (s.str.) y serie *Pentadactylis* (VARGAS 1991, capítulo 7 de esta memoria).

Con únicamente dos grupos, los resultados del Análisis Discriminante por Pasos

Sucesivos mostraron una buena asignación de grupo (100%) de cualquier muestra con una sola variable ( $n$ -untriacontano) para la matriz M1 (fig. 4.6), a excepción de *S. camposii*. Con la matriz M2 fueron necesarias 3 variables para asignar cualquier muestra a su grupo, pero con un solo error de asignación (*S. portosanctana*) y por escaso margen. Por ello, este análisis confirma que la asignación a nivel de serie a partir de datos químicos sería viable en la mayor parte de los casos.

#### Análisis de Componentes Principales

En un caso como el que nos ocupa, en que existen varias especies con composiciones químicas propias, como se puso de manifiesto por el Análisis de Conglomerados, la única utilidad de un Análisis de Componentes Principales es la de mostrar de forma gráfica las similitudes y diferencias entre los grupos más importantes. En las figuras 4.3, 4.4 y 4.5 se representan las muestras en los planos definidos por los componentes principales 1 y 2, 1 y 3, y 2 y 3, respectivamente. Al igual que en el Análisis de Conglomerados, la identificación botánica no se ha tenido en cuenta al llevar a cabo los cálculos, sino sólo para asignar etiquetas a las muestras en sus representaciones gráficas. Las figuras 4.3, 4.4 y 4.5 confirman los resultados del Análisis de Conglomerados poniendo de manifiesto una tendencia clara a la agrupación de muestras de la misma especie, e indican por otro lado, relaciones de similitud o diferencia entre las distintas especies.

Los grupos de muestras de la misma especie no son sin embargo tan claras como en Análisis de Conglomerados, debido a que las representaciones bidimensionales incluyen sólo una fracción

de la información total de la matriz. Así, en la tabla 4.16 se observa que los dos primeros componentes principales (cuya representación corresponde a la figura 4.3 explican solo el 68,3% de la varianza de la matriz M1, añadiendo el tercer componente sólo un 8,6% más. Por este motivo hay que tomar las figuras 4.3, 4.4 y 4.5 solo como una aproximación de la estructura real de nuestros datos, que por otra parte confirma los resultados del Análisis de Conglomerados.

La existencia de esta clara relación entre especie y composición química plantea el interrogante de si sería posible asignar la primera a partir de la segunda. El procedimiento a seguir, para una o varias muestras nuevas de una especie desconocida, consistiría en calcular para ellas sus distancias a las restantes (Análisis de Conglomerados) o sus coordenadas para los ejes 1, 2 y 3 (Análisis de Componentes Principales), y asignarlas visualmente al grupo correspondiente. Sin embargo, este método aunque fácilmente practicable es obviamente subjetivo y, por las razones previamente citadas, sólo aproximado. Otra posibilidad sería comparar numericamente las nuevas composiciones con las composiciones medias por especie que se indican en el apéndice 1 (véase al final del capítulo). Lo lógico sin embargo, para llevar a cabo una clasificación, es utilizar un método supervisado, como el Análisis Discriminante.

#### Análisis de Correspondencias

Al igual que los análisis discutidos anteriormente, hemos trabajado con una matriz muy compleja, por lo que son necesarios 3 factores para explicar el 76,5% de la varianza total para la matriz M1, mientras que en el caso de la simplificada matriz M2 con los dos primeros ejes se explicó el 75% de la varianza total. Dichos resultados se justifican por la mayor complejidad de la matriz M1.

#### 4.4.4. Compuestos que caracterizan táxones

Hemos detectado ciertos compuestos caracterizados que parecen propios de algunos táxones. Unicamente en los táxones de *S. pentadactylis* hemos identificado el compuesto *cembra-2, 7, 11-trien-4-ol* ( $C_{20}H_{34}O$ ). Por otro lado, *S. camposii* no solo posee un porcentaje mayoritario de compuestos de elevado peso molecular como en el grupo de las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.), sino que comparte con una especie de esta serie (*S. trifurcata*) un compuesto con un peso molecular de los más elevados de los compuestos volátiles: *tetracosanoato de fenilmetilo*.

Asimismo, *S. cuneata* y *S. trifurcata* presentan otros compuestos propios que no han podido ser identificados.

#### 4.5. CONCLUSIONES

1 La metodología básica empleada —extracción con heptano seguida de cromatografía de gases—, parece la más adecuada para el estudio de las saxífragas de la presente memoria doctoral. Mediante dicha técnica obtenemos en poco tiempo, y con pequeñas cantidades de planta, el perfil cromatográfico de sus componentes volátiles, debido a la especial composición de la fracción volátil. El uso del acoplamiento con la espectrometría de masas proporciona una caracterización adicional, que incluye información de tipo químico para los compuestos detectados.

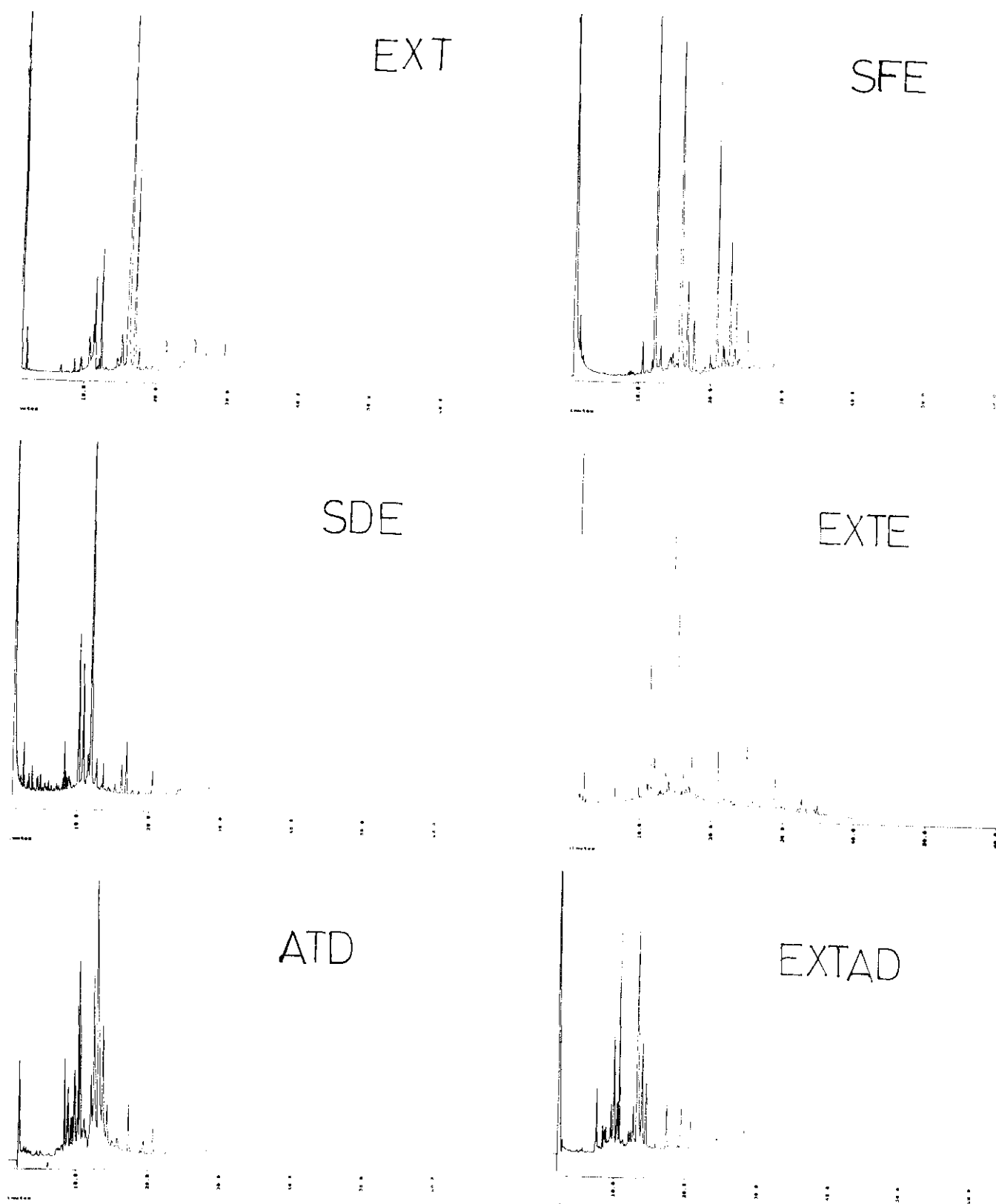
2 Los componentes volátiles mayoritarios de las saxífragas de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) son los n-alcanos, así como algunos compuestos térpénicos

caracterizados y varios compuestos terpénicos no caracterizados de estructura química poco común, cuyo estudio puede ser de interés desde el punto de vista de la Química de Productos Naturales.

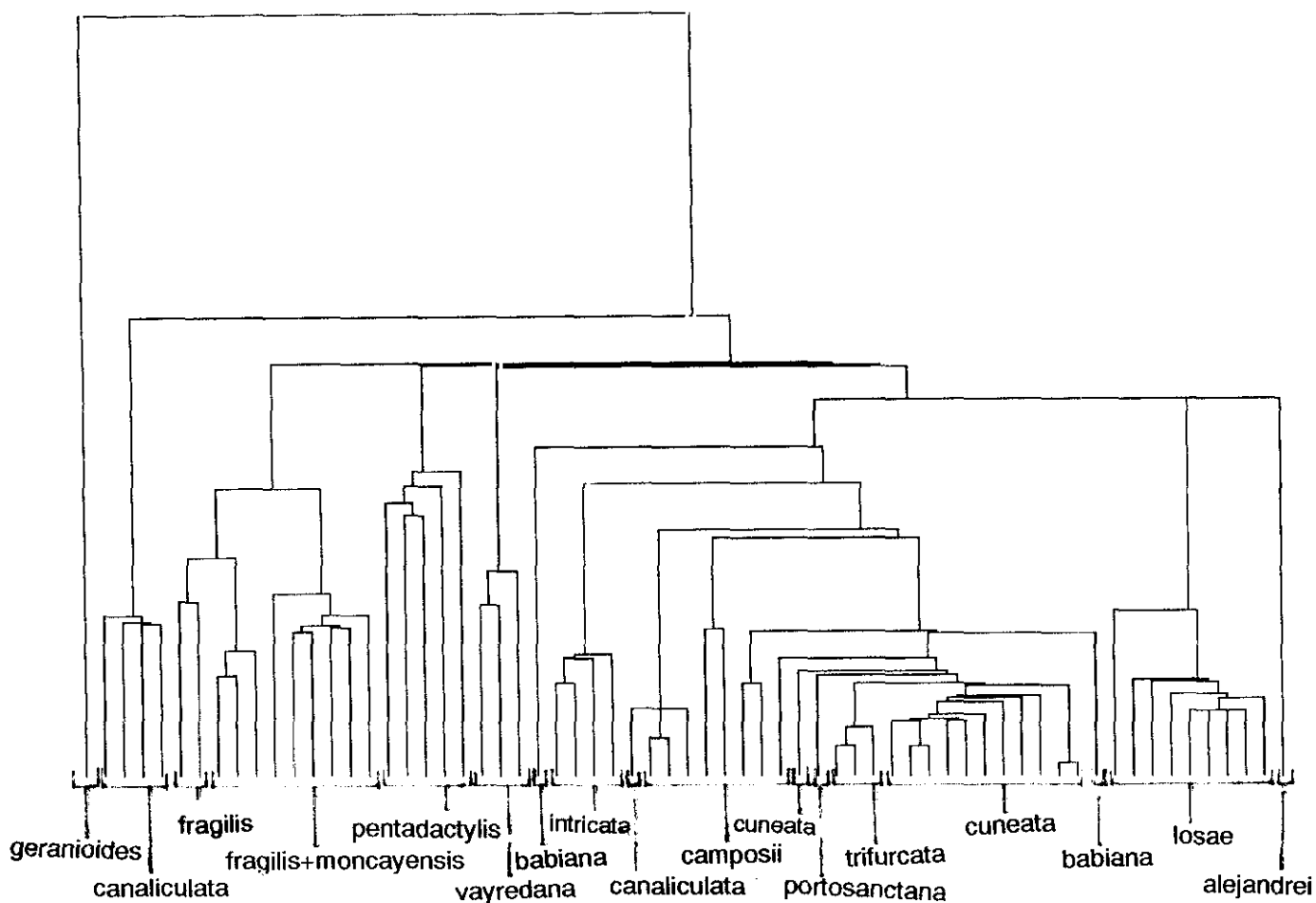
3 Los análisis mediante técnicas estadísticas de la información de tipo químico, obtenida a partir de los perfiles cromatográficos y de la caracterización de los compuestos detectados, revela que dicha información es claramente útil en un contexto taxonómico a nivel de serie; e incluso permiten predecir determinaciones botánicas a nivel de especie.

4 Los componentes volátiles de las especies del género *Saxifraga* analizadas pueden ser utilizados con fines quimiotaxonómicos. La conclusión más relevante del presente capítulo ha sido definir la segregación de dos grupos de especies por el porcentaje mayoritario de compuestos volátiles de mayor peso molecular (n-alcanos), que

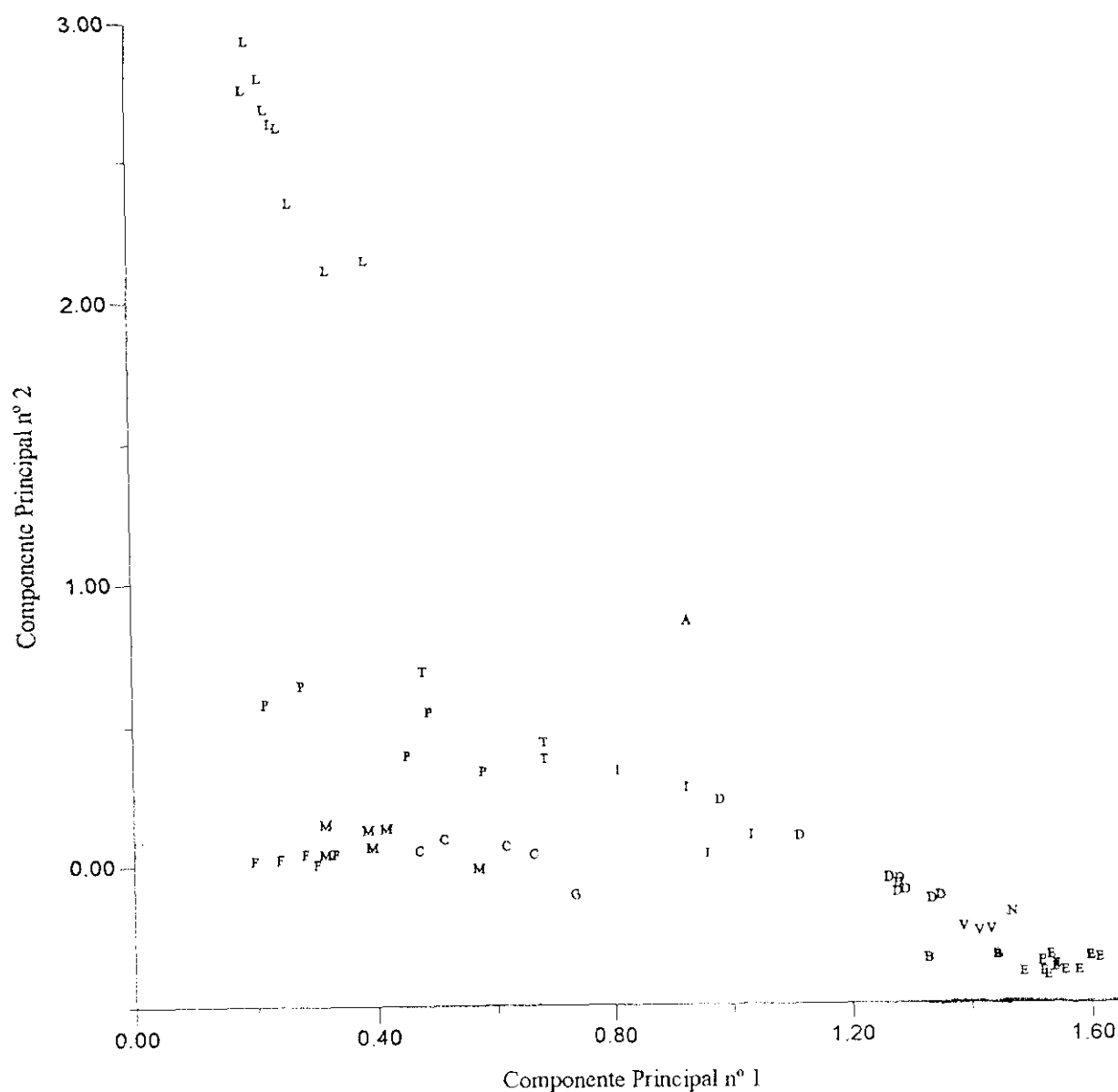
además coinciden con las dos series taxonómicas consideradas en la presente memoria doctoral: serie *Ceratophyllae* (s.str.) —donde los n-alcanos son mayoritarios— y serie *Pentadactylis* —a excepción de *S. camposii*, en cuyo espectro de compuestos volátiles intervienen mayoritariamente los n-alcanos—. En concreto, un compuesto n-alcano (*untriacontano*) supone un porcentaje para las especies de la primera serie —así como para *S. camposii*— de más del 24% del total de los compuestos volátiles, mientras que para las especies de la segunda serie dicho compuesto es siempre menor de 18%. Por ello, desde un punto de vista quimiotaxonómico, *S. camposii* es realmente próxima a las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.).



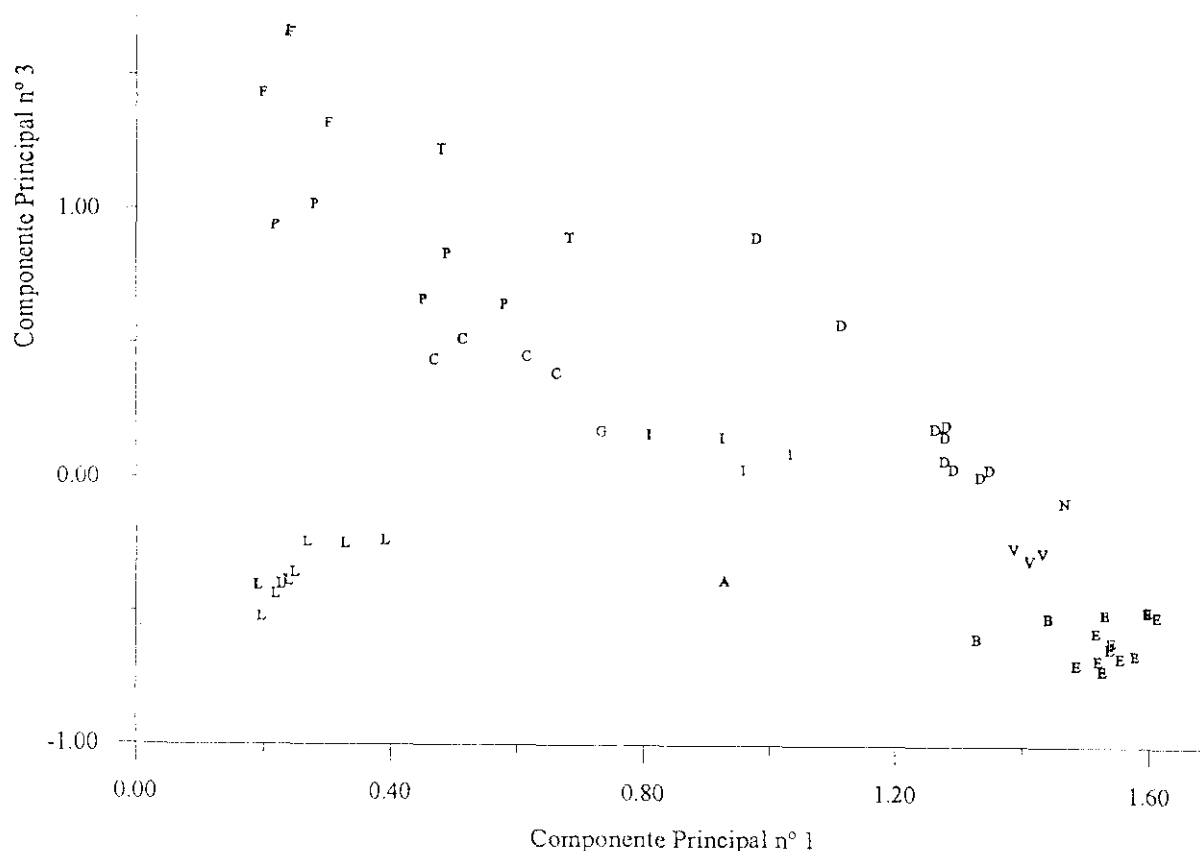
**Figura 4.1** Representación de los cromatogramas de *S. losae* según las diferentes técnicas de extracción empleadas (véase el apartado 4.2.2.1.).



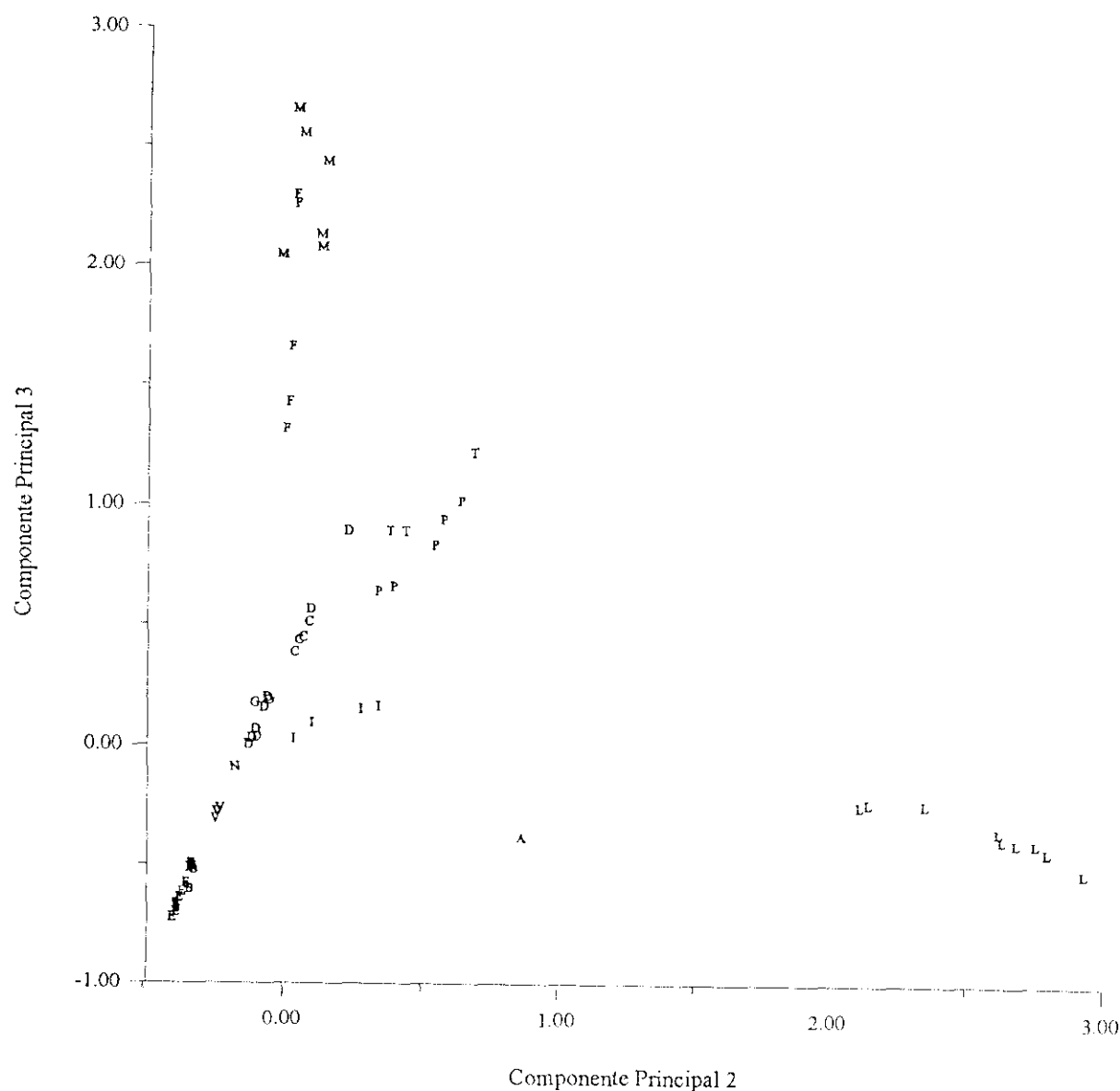
**Figura 4.2** Representación del análisis de conglomerados jerárquico utilizando las concentraciones normalizadas de los componentes volátiles caracterizados en las saxífragas estudiadas.



**Figura 4.3** Representación de las 65 muestras de saxífraga en el plano definido por los componentes principales 1 (correlacionado con las variables con nº de orden: 31, 32, 33) y 2 (correlacionado con las variables con nº de orden: 6, 15, 27, 28) a partir de su composición de compuestos volátiles. A: *S. alexandrei*, B: *S. babiana*, C: *S. canaliculata*, D: *S. camposii*, E: *S. cuneata*, F: *S. fragilis*, G: *S. geranioides*, I: *S. intricata*, L: *S. losae*, M: *S. moncayensis*, N: *S. portosanctana*, P: *S. pentadactylis*, T: *S. trifurcata*, Z: *S. vayredana*.



**Figura 4.4** Representación de las 65 muestras de saxífraga en el plano definido por los componentes principales 1 (correlacionado con las variables con nº de orden: 31, 32, 33) y 3 (correlacionado con las variables con nº de orden: 6, 7, 9, 16, 23, 31) a partir de su composición de compuestos volátiles. A: *S. alexandrei*, B: *S. babiana*, C: *S. canaliculata*, D: *S. camposii*, E: *S. cuneata*, F: *S. fragilis*, G: *S. geranioides*, I: *S. intricata*, L: *S. losae*, M: *S. moncayensis*, N: *S. maderensis*, P: *S. pentadactylis*, T: *S. trifurcata*, Z: *S. vayredana*.

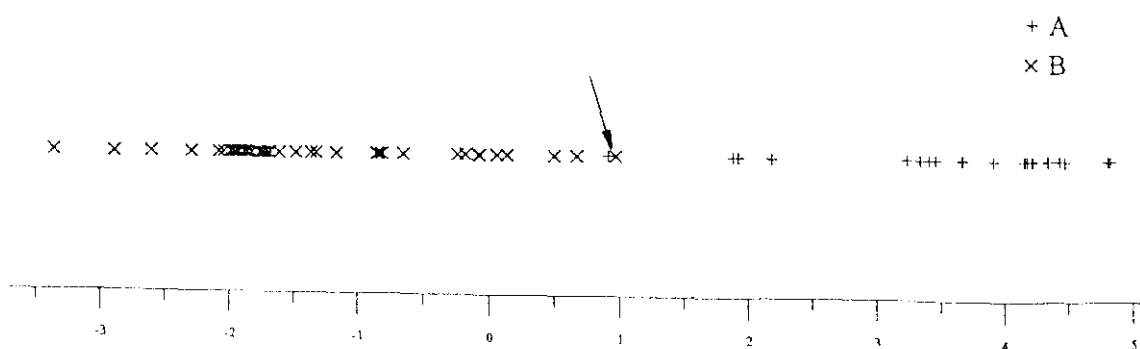


**Figura 4.5** Representación de las 65 muestras de saxífraga en el plano definido por los componentes principales 2 (correlacionado con las variables con nº de orden: 6, 15, 27, 28) y 3 (correlacionado con las variables con nº de orden: 6, 7, 9, 16, 23, 31) a partir de su composición de compuestos volátiles. A: *S. alexandrei*, B: *S. babiana*, C: *S. canaliculata*, D: *S. camposii*, E: *S. cuneata*, F: *S. fragilis*, G: *S. geranioides*, I: *S. intricata*, L: *S. losae*, M: *S. moncayensis*, N: *S. portosanctana*, P: *S. pentadactylis*, T: *S. trifurcata*, Z: *S. vayredana*.

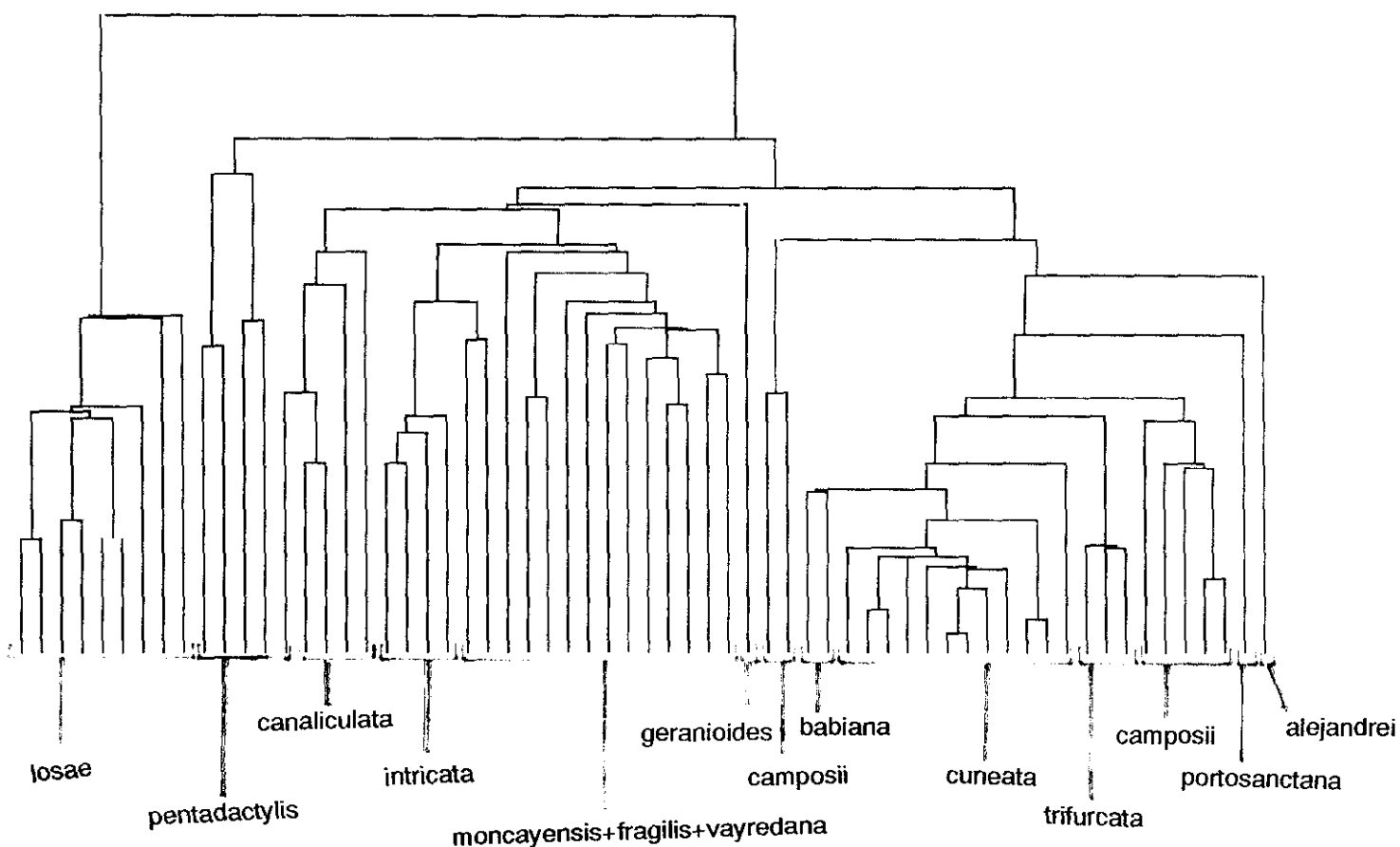




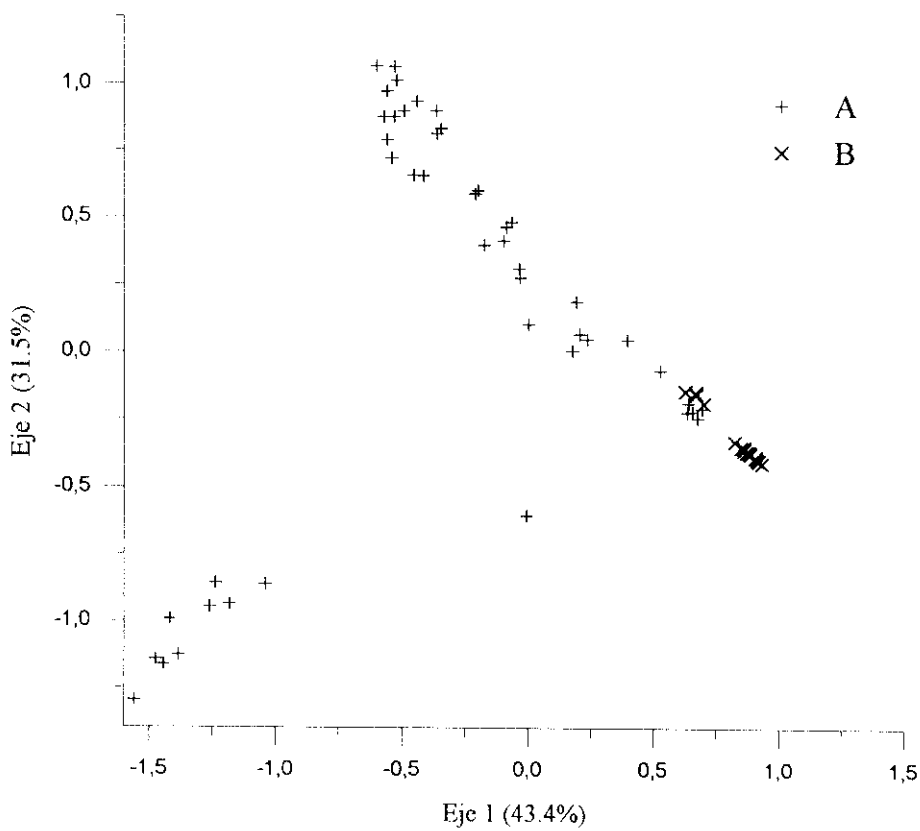
**Figura 4.6** Distribución de las 64 muestras según el valor de la función discriminante calculada a partir de la matriz M1 (variables que corresponden a la concentración de un determinado compuesto). A la izquierda (valores negativos) serie *Pentadactylis*; a la derecha (valores positivos) serie *Ceratophyllae*.



**Figura 4.8** Distribución de las 64 muestras según el valor de la función discriminante calculada a partir de la matriz M2 (10 variables que corresponden a la concentración de compuestos de una zona del espectro de retención). [A: serie *Ceratophyllae*, B: serie *Pentadactylis*; con una flecha se indica la única muestra incorrectamente clasificada].



**Figura 4.7** Representación del análisis de conglomerados jerárquico utilizando la matriz de áreas de retenciones relativas de los componentes volátiles en las saxífragas estudiadas.



**Figura 4.9** Representación de las muestras analizadas y clasificadas en los grupos A (especies de la serie *Pentadactylis*) y B (especies de la serie *Ceratophyllae*) utilizando los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencias.

**Apéndice 1.** Composición media de la fracción volátil para los taxones estudiados.

[illegible]

# Apéndice 1 (CONT.)

	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
SA	0.00	1.82	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.28	14.84	16.83	0.00	0.00	6.38	32.44	17.43	1.73
SBA	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	5.90	33.69	48.02	10.47
SCA	0.00	0.00	0.00	4.24	0.00	0.00	30.53	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.31	20.52	11.58	12.37	2.43
SCC	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.89	0.00	0.00	0.00	0.00	0.94	2.99	24.58	38.71	28.74	N.C.
SCL	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.32	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	5.16	39.73	28.76	22.55	N.C.
SCU	0.00	0.38	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.51	3.29	46.74	43.67	4.97
SFF	1.42	0.00	0.00	3.57	0.00	36.49	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.34	4.34	6.96	2.21	0.82
SFP	0.88	0.00	0.00	5.88	0.00	42.51	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.89	2.68	4.69	3.43	0.75
SGE	3.35	0.00	0.00	0.00	0.00	6.01	0.00	28.74	0.00	0.00	0.00	0.00	0.46	6.96	22.92	17.52	2.00
SIN	0.00	0.00	0.00	16.74	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.95	t	0.00	9.12	14.03	31.93	14.78	3.31
SLO	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.48	45.12	16.03	0.00	2.74	5.14	5.15	2.92	0.53
SMA	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.69	18.54	53.47	24.38	1.92
SMO	1.91	0.00	0.00	0.00	0.00	28.51	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.21	6.43	10.63	7.09	1.26
SPP	0.00	0.00	9.49	0.00	3.34	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.15	6.35	12.50	5.56	1.65
SPW	0.00	0.00	11.25	0.00	2.80	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.62	3.47	6.28	0.24	1.83
SPA	0.00	0.00	6.54	0.00	6.82	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.34	3.53	10.11	6.50	0.79
SVA	0.00	0.00	0.00	0.00	3.26	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7.45	23.76	12.38	11.73	2.09
STR	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.04	14.56	43.50	33.97	5.93

(donde t: compuesto detectado en cantidades traza (<0.01%), N.C.: compuesto no calculado, SA: *S. x alexandrei*, SBA: *S. babiana*, SCC: *S. camposii* sub. *camposii*, SCL: *S. camposii* sub. *leptophylla*, SCU: *S. cuneata*, SFF: *S. fragilis* sub. *fragilis*, SFP: *S. fragilis* sub. *paniculata*, SGE: *S. geranioides*, SIN: *S. intricata*, SLO: *S. losae*, SMA: *S. maderensis*, SMO: *S. moncayensis*, SPP: *S. pentadactylis* sub. *pentadactylis*, SPW: *S. pentadactylis* sub. *willkommiana*, SPA: *S. pentadactylis* sub. *almanzoni*, SVA: *S. vayredana*, STR: *S. trifurcata*).

	N° de orden de variable								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
SA1	0.00	0.22	0.00	0.00	0.00	2.68	0.00	0.00	0.00
SB1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.81	0.00
SB2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.05	0.00
SCA1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCA2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCA3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCA4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCC1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCC2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.21	0.00	0.00	0.00
SCC3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.84	0.00	0.00	0.00
SCC4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.80	0.00	0.00	0.00
SCC5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.65	0.00	0.00	0.00
SCC6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.03	0.00	0.00	0.00
SCL1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.14	0.00	0.00	0.00
SCL2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	2.61	0.00	0.00	0.00
SCL3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.15	0.00	0.00	0.00
SCU1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.28	0.00	0.00	0.00
							0.72	0.20	

	N° de orden de variable								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
SCU2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.75	0.15
SCU3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.41	0.07
SCU4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.28	0.06
SCU5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.21	0.05
SCU6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.21	0.04
SCU7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.17	0.02
SCU8	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.25	0.04
SCU9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.26	0.06
SCU10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.62	0.04
SCU11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	0.01
SCU12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.26	0.02
SFF1	1.43	0.00	0.00	0.00	0.00	0.51	34.61	0.00	0.00
SFF2	2.77	0.00	0.00	0.00	0.00	0.50	22.69	0.00	0.00
SFF3	0.16	0.00	0.00	0.00	0.00	0.32	18.43	0.00	0.00
SFF4	0.42	0.00	0.00	0.00	0.00	0.52	30.35	0.00	0.00
SFP1	1.01	0.00	0.00	0.00	0.00	0.64	23.31	0.00	0.00
SGE1	1.98	0.00	0.00	0.00	0.02	0.00	0.00	0.00	1.06

Apéndice 2. Composición de la fracción volátil para las muestras estudiadas (M1).

	N° de orden de variable								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
SIN1	0.00	0.23	0.61	0.00	0.78	0.00	0.00	0.00	0.00
SIN2	0.00	0.17	0.32	0.00	0.44	0.00	0.00	0.00	0.00
SIN3	0.00	0.17	0.26	0.00	0.51	0.00	0.00	0.00	0.00
SIN4	0.00	0.65	1.59	0.00	1.53	0.00	0.00	0.00	0.00
SLO1	0.00	0.00	0.00	0.00	1.00	7.31	0.00	0.00	0.00
SLO2	0.00	0.00	0.00	0.00	1.43	6.95	0.00	0.00	0.00
SLO3	0.00	0.00	0.00	0.00	1.49	8.03	0.00	0.00	0.00
SLO4	0.00	0.00	0.00	0.00	1.70	4.97	0.00	0.00	0.00
SLO5	0.00	0.00	0.00	0.00	1.29	5.79	0.00	0.00	0.00
SLO6	0.00	0.00	0.00	0.00	1.36	6.48	0.00	0.00	0.00
SLO7	0.00	0.00	0.00	0.00	1.27	5.94	0.00	0.00	0.00
SLO8	0.00	0.00	0.00	0.00	1.24	6.63	0.00	0.00	0.00
SLO9	0.00	0.00	0.00	0.00	1.31	1.83	0.00	0.00	0.00
SMA1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SMO1	2.11	0.00	0.00	0.00	0.18	0.00	0.00	0.00	0.00
SMO2	3.51	0.00	0.00	0.00	0.19	0.00	0.00	0.00	42.04
									19.96

	N° de orden de variable								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
SMO4	2.24	0.00	0.00	0.00	0.23	0.00	0.00	0.00	22.27
SMO5	2.47	0.00	0.00	0.00	0.16	0.00	0.00	0.00	24.56
SMO6	0.91	0.00	0.00	0.00	0.35	0.00	0.00	0.00	40.38
SPA1	0.00	2.64	2.70	0.00	0.00	42.19	0.00	0.00	0.00
SPA2	0.00	13.02	4.86	0.00	0.00	48.31	0.00	0.00	0.00
SPP1	0.00	14.37	3.96	0.00	0.00	31.36	0.00	0.00	0.00
SPP2	0.00	4.17	4.02	0.00	0.00	25.37	0.00	0.00	0.00
SPW1	0.00	15.29	3.46	0.00	0.00	41.49	0.00	0.00	0.00
STR1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
STR2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
STR3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SVA1	0.00	0.00	0.00	2.30	0.42	19.82	0.00	0.00	0.00
SVA2	0.00	0.00	0.00	0.83	0.28	47.48	0.00	0.00	0.00
SVA3	0.00	0.00	0.00	1.75	0.25	20.23	0.00	0.00	0.00

	10	11	12	13	14	15	16	17	18
SA1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.74	1.61	0.00	0.00	0.00
SB1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SB2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCA1	0.00	6.95	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	8.05	0.00
SCA2	0.00	8.71	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	5.54	0.00
SCA3	0.00	7.17	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.31	0.00
SCA4	0.00	11.98	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.41	0.00
SCC1	0.48	0.00	0.00	0.00	0.16	0.00	0.00	0.00	0.00
SCC2	0.76	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00
SCC3	1.02	0.00	0.00	0.00	0.27	0.00	0.00	0.00	0.00
SCC4	1.09	0.00	0.00	0.00	0.25	0.00	0.00	0.00	0.00
SCC5	2.83	0.00	0.00	0.00	0.15	0.00	0.00	0.00	0.00
SCC6	4.16	0.00	0.00	0.00	0.34	0.00	0.00	0.00	0.00
SCL1	0.75	0.00	0.00	0.00	0.77	0.00	0.00	0.00	0.00
SCL2	1.26	0.00	0.00	0.00	0.46	0.00	0.00	0.00	0.00
SCL3	0.28	0.00	0.00	0.00	0.11	0.00	0.00	0.00	0.00
SCU1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00

	10	11	12	13	14	15	16	17	18
SCU2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCU3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCU4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCU5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCU6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCU7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCU8	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCU9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCU10	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCU11	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SCU12	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SFF1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	10.96	0.00	1.51
SFF2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	7.12	0.00	2.58
SFF3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	18.00	0.00	0.95
SFF4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	21.72	0.00	0.64
SFP1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	14.00	0.00	0.88
SGE1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	3.31

## Apéndice 2 (continuación)

	N° de variable								
	10	11	12	13	14	15	16	17	18
SIN1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.24	0.00	0.00	0.00
SIN2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	6.89	0.00	0.00	0.00
SIN3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	1.42	0.00	0.00	0.00
SIN4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	4.70	0.00	0.00	0.00
SLO1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.18	7.70	0.00	0.00	0.00
SLO2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.09	9.80	0.00	0.00	0.00
SLO3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.46	12.23	0.00	0.00	0.00
SLO4	0.00	0.00	0.00	0.00	0.52	9.81	0.00	0.00	0.00
SLO5	0.00	0.00	0.00	0.00	0.41	12.76	0.00	0.00	0.00
SLO6	0.00	0.00	0.00	0.00	0.43	10.58	0.00	0.00	0.00
SLO7	0.00	0.00	0.00	0.00	0.98	7.82	0.00	0.00	0.00
SLO8	0.00	0.00	0.00	0.00	0.44	14.21	0.00	0.00	0.00
SLO9	0.00	0.00	0.00	0.00	0.44	23.07	0.00	0.00	0.00
SMA1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SMO1	0.00	0.00	2.30	0.00	0.00	5.73	0.00	0.00	1.93
SMO2	0.00	0.00	1.85	0.00	0.00	1.06	0.00	0.00	1.89
SMO3	0.00	0.00	1.40	0.00	0.00	0.85	0.00	0.00	2.17

	N° de variable								
	10	11	12	13	14	15	16	17	18
SMO4	0.00	0.00	1.34	0.00	0.00	9.65	0.00	0.00	2.06
SMO5	0.00	0.00	0.77	0.00	0.00	4.03	0.00	0.00	1.20
SMO6	0.00	0.00	1.58	0.00	0.00	7.74	0.00	0.00	2.21
SPA1	0.00	0.00	0.00	1.50	3.62	0.00	0.00	0.00	0.00
SPA2	0.00	0.00	0.00	3.50	1.33	0.00	0.00	0.00	0.00
SPP1	0.00	0.00	0.00	1.73	5.21	0.00	0.00	0.00	0.00
SPP2	0.00	0.00	0.00	1.18	7.95	0.00	0.00	0.00	0.00
SPW1	0.00	0.00	0.00	5.04	6.23	0.00	0.00	0.00	0.00
STR1	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
STR2	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
STR3	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00	0.00
SVA1	0.00	0.00	0.00	0.00	3.89	0.00	0.00	0.00	0.00
SVA2	0.00	0.00	0.00	0.00	6.35	0.00	0.00	0.00	0.00
SVA3	0.00	0.00	0.00	0.00	5.17	0.00	0.00	0.00	0.00

	N° de variable								
	19	20	21	22	23	24	25	26	27
SA1	1,82	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,28	14,84
SB1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SB2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SCA1	0,00	0,00	4,38	0,00	0,00	23,64	0,00	0,00	0,00
SCA2	0,00	0,00	3,80	0,00	0,00	31,56	0,00	0,00	0,00
SCA3	0,00	0,00	7,27	0,00	0,00	41,06	0,00	0,00	0,00
SCA4	0,00	0,00	1,52	0,00	0,00	25,81	0,00	0,00	0,00
SCC1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,70	0,00	0,00	0,00
SCC2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,60	0,00	0,00	0,00
SCC3	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,21	0,00	0,00	0,00
SCC4	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,11	0,00	0,00	0,00
SCC5	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,86	0,00	0,00	0,00
SCC6	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,03	0,00	0,00	0,00
SC1.1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,06	0,00	0,00	0,00
SC1.2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,57	0,00	0,00	0,00
SC1.3	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,07	0,00	0,00	0,00
SC1.11	0,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00

	N° de variable								
	19	20	21	22	23	24	25	26	27
SCU2	0,32	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SCU3	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SCU4	0,22	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SCU5	0,45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SCU6	0,24	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SCU7	0,22	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SCU8	0,43	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SCU9	0,96	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SCU10	0,62	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SCU11	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SCU12	0,31	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SFF1	0,00	0,00	2,77	0,00	29,72	0,00	0,00	0,00	0,00
SFF2	0,00	0,00	2,90	0,00	17,82	0,00	0,00	0,00	0,00
SFF3	0,00	0,00	1,95	0,00	51,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SFF4	0,00	0,00	4,66	0,00	27,42	0,00	0,00	0,00	0,00
SFP1	0,00	0,00	5,88	0,00	42,51	0,00	0,00	0,00	0,00
SGE1	0,00	0,00	0,00	0,00	5,95	0,00	28,44	0,00	0,00

	N° de variable								
	19	20	21	22	23	24	25	26	27
SIN1	0,00	0,00	14,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	5,42
SIN2	0,00	0,00	13,05	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,81
SIN3	0,00	0,00	19,71	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	7,12
SIN4	0,00	0,00	19,84	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,45
SLO1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,64	47,43
SLO2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,60	50,41
SLO3	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,43	39,36
SLO4	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,37	32,99
SLO5	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,01	46,59
SLO6	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,38	38,23
SLO7	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,54	53,41
SLO8	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,08	48,07
SLO9	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,08	46,75
SMA1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SMO1	0,00	0,00	0,00	0,00	14,14	0,00	0,00	0,00	0,00
SMO2	0,00	0,00	0,00	0,00	31,24	0,00	0,00	0,00	0,00
SMO3	0,00	0,00	0,00	0,00	24,67	0,00	0,00	0,00	0,00

	N° de variable								
	19	20	21	22	23	24	25	26	27
SMO4	0,00	0,00	0,00	0,00	26,65	0,00	0,00	0,00	0,00
SMO5	0,00	0,00	0,00	0,00	40,69	0,00	0,00	0,00	0,00
SMO6	0,00	0,00	0,00	0,00	23,63	0,00	0,00	0,00	0,00
SPA1	0,00	5,58	0,00	9,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SPA2	0,00	7,51	0,00	4,63	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SPP1	0,00	10,04	0,00	2,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SPP2	0,00	7,19	0,00	5,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SPW1	0,00	11,25	0,00	2,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
STR1	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
STR2	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
STR3	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SVA1	0,00	0,00	0,00	4,54	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SVA2	0,00	0,00	0,00	2,57	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
SVA3	0,00	0,00	0,00	2,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00



	28	29	30	31	32	33	34
SA1	16,81	0,00	0,00	6,38	32,44	17,43	1,73
SB1	0,00	0,00	0,00	4,29	29,24	50,03	13,64
SB2	0,00	0,00	0,00	7,51	38,14	46,00	7,31
SCA1	0,00	0,00	3,44	20,98	15,83	13,90	2,83
SCA2	0,00	0,00	5,90	21,86	9,00	11,25	2,38
SCA3	0,00	0,00	2,10	16,72	8,94	10,15	2,08
SCA4	0,00	0,00	3,83	22,51	12,52	18,97	2,45
SCC1	0,00	1,08	2,22	28,71	34,36	31,05	N C
SCC2	0,00	1,14	3,39	22,33	42,76	27,94	N C
SCC3	0,00	1,05	3,23	20,97	41,85	28,59	N C
SCC4	0,00	0,98	5,14	26,70	38,62	25,28	N C
SCC5	0,00	0,17	0,79	24,19	35,98	30,80	N C
SCC6	0,00	0,63	0,57	24,79	37,65	30,69	N C
SCL1	0,00	0,00	7,43	48,77	23,33	15,29	N C
SCL2	0,00	0,00	5,63	40,44	27,80	22,69	N C
SCL3	0,00	0,00	2,54	29,92	35,14	29,64	N C
SCU1	0,00	0,00	0,43	4,86	60,07	30,98	2,45

	N° de variable						
	28	29	30	31	32	33	34
SIN1	0,00	0,00	2,09	16,80	31,33	13,92	3,30
SIN2	0,00	0,00	11,01	12,15	41,08	11,32	1,75
SIN3	0,00	0,00	8,44	17,71	20,69	18,16	5,59
SIN4	0,00	0,00	8,21	9,45	34,49	15,50	2,60
SLO1	18,24	0,00	1,91	4,23	4,03	2,81	0,50
SLO2	15,92	0,00	1,50	3,55	4,18	2,16	0,40
SLO3	16,47	0,00	4,33	5,73	5,08	3,79	0,61
SLO4	24,03	0,00	3,12	7,53	8,26	3,88	0,64
SLO5	15,01	0,00	2,66	4,49	4,20	3,30	0,47
SLO6	10,04	0,00	4,64	7,88	9,18	6,59	1,19
SLO7	18,41	0,00	1,33	2,47	3,07	2,33	0,41
SLO8	16,77	0,00	2,03	3,26	2,89	2,05	0,32
SLO9	8,46	0,00	2,73	6,73	5,08	2,22	0,29
SMA1	0,00	0,00	1,69	18,54	53,48	24,38	1,92
SMO1	0,00	0,00	5,51	9,15	2,97	6,08	0,85
SMO2	0,00	0,00	1,99	3,88	8,14	5,30	0,95
SMO3	0,00	0,00	2,99	6,80	16,96	11,00	2,28

	28	29	30	31	32	33	34
SCU2	0,00	0,00	0,46	4,61	60,26	30,75	2,70
SCU3	0,00	0,00	0,82	6,01	50,26	37,91	4,44
SCU4	0,00	0,00	0,44	4,74	45,49	43,34	5,41
SCU5	0,00	0,00	0,28	0,73	42,21	49,73	6,35
SCU6	0,00	0,00	0,20	1,50	39,03	50,31	8,46
SCU7	0,00	0,00	0,52	1,48	47,39	44,95	5,24
SCU8	0,00	0,00	0,93	2,33	49,93	40,35	5,74
SCU9	0,00	0,00	0,32	1,71	42,87	48,02	5,80
SCU10	0,00	0,00	0,49	2,43	47,12	43,81	4,87
SCU11	0,00	0,00	0,32	5,00	59,61	32,52	2,14
SCU12	0,00	0,00	0,63	2,15	48,53	45,00	3,10
SFF1	0,00	0,00	0,92	5,92	10,36	0,14	1,15
SFF2	0,00	0,00	2,27	7,03	9,33	4,10	0,88
SFF3	0,00	0,00	0,41	0,96	3,10	1,54	0,37
SFF4	0,00	0,00	1,79	3,48	5,05	3,07	0,89
SFP1	0,00	0,00	0,89	2,68	4,69	3,43	0,75
SGE1	0,00	0,00	0,46	6,89	22,68	17,33	1,98

	N° de variable						
	28	29	30	31	32	33	34
SMO4	0,00	0,00	2,96	6,79	9,90	9,11	1,80
SMO5	0,00	0,00	2,28	5,29	10,72	6,69	1,15
SMO6	0,00	0,00	3,55	6,66	8,11	4,38	0,51
SPA1	0,00	0,00	0,76	2,83	13,97	9,28	0,93
SPA2	0,00	0,00	1,98	4,23	6,26	3,73	0,65
SPP1	0,00	0,00	3,45	4,95	13,10	8,03	1,62
SPP2	0,00	0,00	6,38	10,65	18,09	8,41	1,52
SPW1	0,00	0,00	2,62	3,47	6,28	0,24	1,83
STR1	0,00	0,00	1,72	13,71	44,06	35,50	4,99
STR2	0,00	0,00	2,68	12,89	40,91	38,24	5,25
STR3	0,00	0,00	1,44	14,87	38,97	38,07	6,65
SVA1	0,00	0,00	10,85	29,13	14,12	12,82	2,08
SVA2	0,00	0,00	4,39	19,65	6,91	9,86	1,68
SVA3	0,00	0,00	7,13	22,49	16,09	12,50	2,52

Apéndice 2 (continuación)

N° de orden de variable										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
SA	0,34	3,59	2,72	2,49	1,44	24,49	0	7,36	37,41	20,11
SB1	0,00	1,77	3,13	1,71	0,00	0,00	0,00	4,79	32,64	55,96
SB2	0,00	0,92	1,14	0,86	0,00	0,00	0,00	7,95	40,39	48,73
SCA1	0,91	0,77	14,62	4,27	23,00	3,54	3,35	20,49	15,47	13,58
SCA2	0,73	0,45	10,47	2,94	9,58	2,10	4,00	32,31	16,83	20,59
SCA3	1,45	0,47	13,59	3,63	20,54	4,48	5,65	20,86	8,61	10,75
SCA4	0,25	1,38	11,37	7,20	39,66	3,13	1,68	16,56	8,51	10,26
SCA5	1,11	0,88	15,24	1,52	24,70	2,25	5,77	22,29	12,40	13,81
SCC1	0,00	0,21	0,48	1,28	1,68	1,07	2,31	28,17	33,92	30,66
SCC2	0,00	0,66	1,09	0,00	1,12	1,00	5,35	26,75	38,69	25,34
SCC3	0,00	0,16	0,84	2,24	0,58	1,12	3,14	22,04	42,18	27,51
SCC4	0,00	1,02	2,83	0,22	3,90	0,51	0,79	24,13	35,91	30,60
SCC5	0,00	0,27	0,40	14,78	0,93	0,58	0,52	19,96	34,47	28,08
SC1.1	0,00	0,72	2,42	8,15	0,99	0,00	6,88	45,11	21,58	14,14
SC1.2	0,00	0,88	1,21	5,48	0,00	0,00	5,38	38,68	26,65	21,73
SC1.3	0,00	0,00	0,00	0,28	2,08	0,00	2,55	29,97	35,30	29,81
SC1.11	1,03	0,86	0,71	0,28	0,14	0,00	0,44	4,90	60,44	31,19
SC1.12	0,26	0,44	0,51	0,33	0,07	0,13	0,48	4,72	61,62	31,45
SC1.13	0,21	1,00	0,41	0,13	0,19	0,18	0,85	6,19	51,78	39,06
SC1.14	0,46	0,47	0,29	0,21	0,42	0,00	0,48	4,93	47,51	45,22
SC1.15	0,16	0,39	0,22	0,48	0,00	0,00	0,29	0,77	44,85	52,81

N° de orden de variable										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
SCUR	0,19	0,41	0,26	0,46	0,13	0,00	0,24	2,47	52,90	42,92
SCU9	0,50	1,33	0,70	0,99	0,00	0,00	0,73	1,80	44,39	49,56
SCU10	0,71	1,10	0,64	0,64	0,00	0,00	0,39	2,54	48,69	45,29
SCU11	0,29	0,46	0,12	0,09	0,00	0,00	0,33	5,06	60,60	33,05
SCU12	0,25	0,31	0,27	0,33	0,00	0,00	0,65	2,20	49,82	46,18
SFF1	1,31	33,80	11,77	4,87	28,80	3,61	0,85	5,42	9,49	0,08
SFF2	2,51	21,71	8,69	5,91	48,29	7,50	0,66	6,28	8,33	0,11
SFF3	1,10	19,46	18,01	7,24	47,47	1,10	0,55	1,32	2,33	1,41
SFF4	1,34	30,58	24,10	5,05	26,08	1,09	1,76	3,28	4,80	2,92
SFP1	0,55	23,86	14,23	8,71	40,05	1,06	1,34	2,53	4,40	3,21
SGE1	0,92	12,66	8,05	9,20	23,01	4,95	0,46	5,98	19,72	15,05
SIN1	0,00	2,67	5,88	0,76	14,35	5,91	9,01	16,61	31,03	13,77
SIN2	0,00	2,43	10,44	0,71	14,20	2,57	10,50	11,59	36,71	10,83
SIN3	0,00	7,36	5,74	1,12	17,66	8,26	7,60	15,89	19,92	16,47
SIN4	0,00	6,02	7,90	1,28	18,75	1,78	7,78	8,97	32,80	14,71
SLO1	1,58	9,71	8,14	0,47	1,00	66,75	1,83	4,01	3,81	2,67
SLO2	2,85	8,27	9,69	0,81	2,18	55,11	3,03	6,90	7,57	1,55
SLO3	1,11	5,78	13,81	0,34	1,53	63,09	2,60	4,34	4,10	3,22
SLO4	0,62	7,93	11,61	0,66	1,97	50,08	4,46	7,56	8,77	6,24
SLO5	0,67	8,10	8,50	0,51	0,83	72,50	1,29	2,38	2,96	2,25
SLO6	0,72	7,01	15,23	0,40	1,46	65,26	1,97	3,16	2,80	1,99

Apéndice 3. Composición de la fracción volátil según las 10 áreas de retención para las muestras estudiadas (M2).

N° de orden de variable										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
SLO7	0,48	2,90	23,70	1,46	1,08	53,85	2,70	6,64	5,01	2,19
SMA1	1,02	9,21	0,44	0,00	0,00	0,00	1,53	16,88	48,71	22,20
SMA2	1,91	41,25	5,71	2,81	14,06	6,38	4,99	8,11	9,04	5,72
SMA3	3,12	19,01	1,94	4,23	29,48	4,57	1,83	3,54	7,43	4,85
SMA4	2,53	18,01	1,07	4,82	33,29	5,4	2,84	6,46	16,13	10,45
SMA5	2,00	27,57	9,47	4,92	24,60	5,79	2,62	6,07	8,83	8,14
SMA6	2,24	23,69	4,29	2,61	42,50	2,04	2,06	4,79	9,71	6,06
SMA7	0,81	39,96	8,08	3,21	19,87	7,28	3,25	6,09	7,43	4,00
SMA8	0,00	66,21	2,38	10,61	4,62	0,94	1,84	3,98	5,89	3,51
SMA9	0,00	45,76	5,12	9,88	12,40	2,64	0,68	2,56	12,59	8,37
SMA10	0,00	44,92	7,85	18,20	2,72	0,65	3,00	4,30	11,38	6,97
SMA11	0,00	27,02	8,02	4,73	6,04	19,00	5,14	8,64	14,61	6,79
SMA12	0,00	53,75	13,50	14,83	2,61	0,52	2,79	5,01	6,71	0,26
SMA13	0,00	8,71	0,00	0,87	1,04	0,00	1,62	12,89	41,44	33,43
SMA14	0,00	7,33	0,00	2,29	1,37	0,00	1,34	14,19	37,20	36,28
SMA15	0,00	5,87	0,00	1,76	1,17	0,00	2,52	12,18	39,32	36,97
SMA16	0,00	38,02	7,21	3,10	25,81	0,97	3,42	15,29	5,16	0,77
SMA17	0,00	21,91	5,47	4,53	11,71	0,91	9,48	25,49	9,26	11,21
SMA18	0,00	27,75	6,51	2,84	9,56	1,67	6,12	19,98	14,28	11,10

## CAPITULO 5 BIOLOGIA DE LA REPRODUCCION

### Índice del capítulo

5.1. Antecedentes y objetivos .....	85
5.1.1. Estudios previos .....	85
5.1.2. Desarrollo de la inflorescencia .....	87
5.1.3. Objetivos básicos .....	88
5.2. Materiales y métodos .....	88
5.2.1. Desarrollo de las inflorescencias .....	90
5.2.2. Desarrollo floral .....	90
5.2.3. Producción de polen, primordios seminales y cociente P/O .....	90
5.2.4. Polinizadores .....	91
5.2.5. Sistemas reproductivos .....	91
5.2.6. Eficacia reproductiva y germinativa .....	91
5.3. Resultados .....	93
5.3.1. Desarrollo de las inflorescencias .....	93
5.3.2. Desarrollo floral .....	94
5.3.3. Producción de polen, primordios seminales y cociente P/O .....	94
5.3.4. Polinizadores .....	96
5.3.5. Sistema reproductivos .....	96
5.3.6. Eficacia reproductiva y germinativa .....	98
5.4. Discusión .....	106
5.4.1. Desarrollo de las inflorescencias .....	106
5.4.2. Desarrollo floral .....	106
5.4.3. Producción de polen, primordios seminales y cociente P/O .....	106
5.4.4. Polinizadores .....	107
5.4.5. Sistemas reproductivos .....	107
5.4.6. Eficacia reproductiva y germinativa .....	108
5.5. Conclusiones .....	109

### 5.1 ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

#### 5.1.1. Estudios previos

Los trabajos publicados sobre la biología de la reproducción en el género *Saxifraga* son muy escasos, teniendo en cuenta que se trata de un género con más de 500 especies distribuidas en su mayor parte, por los países con mayor tradición botánica.

Uno de los primeros autores que observó la **biología floral** de un grupo geográfico de saxífragas fue WARMING (1912), quien recopiló a su vez los resultados de las observaciones de especies árticas publicadas por otros autores:

EKSTAM (1897, 1898), KNUTH (1898), LINDMAN (1887), MÜLLER (1873, 1881, 1883), SKOTTSBERG (1901), SYLVEN (1906), WARMING (1884, 1886, 1887). Desde entonces se produjo un importante vacío de publicaciones hasta mediados de siglo. En el contexto de la biología floral es de interés mencionar el trabajo que publicó KLOPFER (1973) sobre la morfogénesis floral de la familia *Saxifragaceae*.

Especie	protandria	protoginia	homogamia	gino-dioecia	andro-dioecia	geitonogamia
<i>S. aizoides</i>	+	-	-	+	-	-
<i>S. paniculata</i>	+	-	-	-	-	(+)
<i>S. cernua</i>	+	+	-	+	+	+ (-)
<i>S. flagellaris</i>	+	+	-	-	-	+
<i>S. cespitosa</i>	-	+	+	+	-	+
<i>S. hieracifolia</i>	+	+	+	-	-	(+)
<i>S. hirculus</i>	+		-	+	-	-
<i>S. nivalis</i>	+	+	+	+	-	+
<i>S. oppositifolia</i>	(+)	+	+	+	+	+
<i>S. rivularis</i>	+	+	+	(+)	-	+
<i>S. stellaris</i>	+	-	+	+	-	-
<i>S. tricuspidata</i>		-	+	+	-	+
<i>S. muscoides</i>		+				
<i>S. androsacea</i>		+				
<i>S. sequieri</i>		+				
<i>S. tridactylites</i>	+	+				
<i>S. peltata</i>	+	(+)				
<i>S. granulata</i>				+		
<i>S. tenuis</i>	(+)		+			
<i>S. foliolosa</i>					+	-

**Tabla 5.1** Tipo de estructuras florales y presencia de geitonogamia encontradas en las especies árticas de *Saxifraga* observadas por WARMING (1912) o recopiladas por él a partir de las publicaciones de otros autores hasta dicha fecha. [+ presencia, - ausencia, y se utiliza paréntesis para indicar rareza de una característica].

No obstante, varios autores han estudiado las peculiaridades de ciertas poblaciones o táxones que mostraban alguna característica diferente a la habitual **estructura hermafrodita** de la flor. CHAMBERS (1964) escribió una nota sobre la existencia de una especie dioica en el

género, *S. eschscholtzii* Sternb. Ya dentro de la sección *Saxifraga*, MARSDEN-JONES & TURRILL (1947) realizaron un extenso estudio acerca del tamaño y forma de los pétalos en *S. granulata* L., con especial atención a los individuos con ginodioecia.

Varias décadas después, sobre esta misma especie, STEVENS & RICHARDS (1985) analizaron los caracteres florales de ciertas poblaciones del norte de Inglaterra que presentaban ginodioecia. Recientemente, ha sido publicado por MOLAU (1992) un estudio pormenorizado sobre un interesante fenómeno de androdioecia aparecido en poblaciones suecas de *S. cernua* y *S. foliolosa* —especies pertenecientes a las secciones *Mesogyne* y *Micranthes*, respectivamente.

En cuanto a variaciones en el **sistema reproductivo** elemental de ciertas especies del género, algunos autores han publicado varios artículos en los se analizaban poblaciones con peculiaridades propias. Por ejemplo, la apomixis ha sido comprobada morfológica y genéticamente por HUDSON (1987) para *S. stellaris* L. var. *comosa* Retz., variedad ártica que fue estudiada en Maine (EE.UU.). Asimismo, otros autores (SAVILE 1972, EUROLA 1972, SVALBARD 1972, WEHRMEISTER & BONDE 1977, GODFREE 1979 y BELL & BLISS 1980) han dedicado una especial atención a poblaciones de *S. cernua* L. que no cumplían el tradicional patrón reproductivo —por bulbillos y sin reproducción sexual— reconocido hasta entonces para esta especie. En este contexto, el trabajo más exhaustivo acerca de poblaciones de esta planta, así como de otras dos especies árticas [*S. cespitosa* L. y *S. tenuis* (Wahlenb.) K.A.H.Sm. ex Lindman], ha sido publicado recientemente por MOLAU & PRENTICE (1992), quienes estudiaron sus diferentes sistemas reproductivos. Paralelamente, MOLAU (1992) analizó la reproducción sexual de poblaciones de *S. cernua* y *S. foliolosa* R.Brown, a pesar de suponerse desde antiguo que en ambos casos la multiplicación vegetativa era el único sistema de reproducción.

En cuanto a los **polinizadores** que han sido observados en las flores de *Saxifraga*, tan solo podemos mencionar dos artículos específicos, que además hacen referencia a especies de otras secciones: OLESEN & WARNCKE (1989) mencionan los polinizadores de una población de *S. hirculus* L. en Rosborg

(Dinamarca), y MCGUIRE & ARMBRUSTER (1991) los de varias poblaciones de *S. tricuspidata* Rotböl y *S. reflexa* Hook. de Alaska.

Tan solo conocemos un artículo en el que se ha realizado un estudio de biología de la reproducción de todo un grupo taxonómico —aunque incompleto y con un escaso muestreo realizado—. Se trata de la publicación de ELVANDER (1984), quien dió a conocer los datos obtenidos de 8 especies de la sección *Boraphila* subsección *Integrifolia* del oeste de América del Norte: *S. apetala* Piper, *S. integrifoliae* Hook., *S. nidifica* Greene, *S. rhomboidea* Greene, *S. tempestiva* Elvander & Denton, *S. californica* Greene, *S. oregana* Howell, *S. subapetala* E.Nelson.

Por otro lado, un estudio sobre la **autoecología** de *S. hirculus* L. fue realizado por OHLSON (1988), quien estableció las relaciones entre el tamaño, el hábitat y la edad de los individuos clonales con respecto al esfuerzo reproductivo de los mismos.

El único artículo sobre la **germinación** del género fue publicado por EUROLA (1972), quien además estudió la germinación de semillas de numerosas especies vegetales que crecen en Spitsbergen (Finlandia) y su correlación ecológica. De todas ellas, nos interesan los porcentajes de germinación obtenidos para algunas especies de *Saxifraga* pertenecientes a diferentes secciones.

### 5.1.2. Desarrollo de la inflorescencia

Hace unos años, nosotros describimos (VARGAS 1991) el diferente modelo arquitectural de crecimiento en las inflorescencias de las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.l.). En concreto, las 17 especies que constituyen dicha serie, pueden reunirse en dos grupos que presentan dos tipos de crecimiento del tallo

florífero. Todas las especies son caméfitos fisurícolas con biotipo pulvinular y cada pulvínulo está constituido por un gran número de rosetas, aunque es variable dependiendo de la edad de la planta y condiciones ambientales. Sin embargo, en primavera un primer grupo de especies desarrolla inflorescencias de tipo terminal, es decir que el tallo florífero surge del centro de la roseta (*crecimiento acrocárpico*) como consecuencia del desarrollo de la yema apical. En cambio, un segundo grupo desarrolla uno o varios tallos floríferos en las axilas de las hojas basales de la roseta (*crecimiento pleurocárpico*).

Dentro del primer grupo se pueden incluir 11 especies: *S. canaliculata*, *S. camposii*, *S. fragilis*, *S. pentadactylis*, *S. losae*, *S. moncayensis*, *S. vayredana*, *S. intricata*, *S. geranioides*, *S. pedemontana* y *S. demnatensis*; pero, además, el mencionado crecimiento terminal corresponde al habitual en la mayor parte de las saxífragas de esta sección. Sin embargo, en el segundo grupo incluiríamos tan solo 6 especies: *S. luizetiana*, *S. maderensis*, *S. portosanctana*, *S. cuneata*, *S. trifurcata* y *S. babiana*.

Antes que nosotros, LUIZET (1913: 274; 1931: 60) observó de una forma algo confusa este carácter en ciertas especies, así como otros autores lo describieron para algún taxon en concreto sin destacar su interés o significación (véase VARGAS 1991: 41).

Aparentemente, en el crecimiento de tipo terminal o acrocárpico las rosetas del pulvínulo desaparecen una vez que han florecido. No obstante, de la yema apical de la roseta, que se desarrolla para dar origen a un tallo florífero, surgen sincrónicamente una o varias rosetas nuevas, con lo cual la biomasa del pulvínulo se mantiene, e incluso puede aumentar. Sin embargo, en el crecimiento de tipo axilar o pleurocárpico la roseta que florece no desaparece y puede desarrollar a partir de la axila de las hojas basales no solo inflorescencias sino también nuevas rosetas.

Según el planteamiento anterior, existen ciertas peculiaridades reproductivas que pudieran indicar una eficacia reproductiva diferencial entre las especies de un grupo u otro. Por ello, realizamos un ensayo para

intentar intentamos dilucidarlo.

### 5.1.3. Objetivos básicos

El objetivo inicial fue conocer algunos datos preliminares sobre aspectos elementales en la biología de la reproducción de las especies del grupo tratado en la presente memoria (serie *Ceratophyllae* s.l.). En concreto han sido examinados el desarrollo floral, la producción de polen y primordios seminales, el cociente n° de granos de polen/n° de primordios seminales, el desarrollo de las inflorescencias y el sistema de reproducción.

Además, elegimos dos especies (*S. cuneata* y *S. losae*) como representantes de los dos tipos de crecimiento del tallo florífero ya comentado, para intentar analizar comparativamente cual es su comportamiento en la eficacia reproductiva. Asimismo, incluimos un ensayo sobre la germinación de semillas de ambas especies en diferentes condiciones para conocer su comportamiento germinativo, así como algunos test de germinación de otras especies.

## 5.2. MATERIALES Y METODOS

A continuación indicamos el material empleado en el presente capítulo. En lo sucesivo utilizaremos el número de referencia del cuaderno de campo -propio o de otros botánicos- para referirnos a la localidad de procedencia del material.

### *S. babiana*

ASTURIAS: subida al puerto de Somiedo por la carretera, a 8,5 Km de Pola de Somiedo, 29TQH2470, 1200 m, Leg. Luceño & Vargas 2560PV. LEON: Beberino, 30TTN8150, 1100 m, fisuras de calizas, 25-VII-1988, leg. Luceño & Vargas 2549PV. Truébano, 29TQH4559, 1200 m,

15-IV-1992, leg. J. Aldasoro (2959PV). La Babia, Truébano, 29TQH4559, 1200 m, 11-V-1992, leg. Vargas 2992PV.

***S. bitermata***

MALAGA: Torcal de Antequera, 30SUK6492, 10-XI-1987, leg. Luceño & Vargas.

***S. camposii* subsp. *camposii***

JAEN: Sierra de Mágina, pista del Cortijo de de los Prados, 30SVG5676, 1400m, fisuras de calizas, marzo-1991, leg. Guzmán, Luceño & Vargas 2881PV.

***S. camposii* subsp. *leptophylla*** ALBACETE: Calar del río Mundo, nacimiento del río, 30SWH45, 1100 m, 31-III-1988, leg. Guzmán, Luceño 58ML88 & P. Vargas.

***S. canaliculata***

CANTABRIA: Hermandaz de Campoo de Suso, Serna, monte Triquineja, 30TVN0165, 1000 m, 11-VI-1988, fisuras de calizas, leg. Aedo, Luceño & Vargas 2513PV. LEON: Cistierna, 30TUN2644, 1000 m, fisuras de calizas, 11-VI-1988, leg. Aedo, Luceño & Vargas 2516PV; Torrestío, 29TQH4270, 1300, 27-VII-1988, leg. Luceño & Vargas 2578PV. PALENCIA: subida al puerto de Piedrasluengas desde Camasobres, 30TUN8167, 1200 m, 27-VII-1988, leg. Luceño & Vargas 2581PV.

***S. cuneata***

LA RIOJA: Montenegro de Cameros, vertiente norte del puerto de Santa Inés, 30TWM1857, 1500 m, 16-V-1991, leg. Vargas 2894PV; Sierra de Urbión, barranco del río Urbión, 30TWM1154, 1500 m, grietas de rocas calizas, 12-VII-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2950PV; macizo de Urbión, barranco del río Urbión, 30TWM1154, 1500 m, 9-VII-1989, leg. Alejandro, Gil Zúñiga, Luceño & Vargas 2822PV. PALENCIA: Cervera de Pisuerga, 30TUN8043, 1200 m, 27-VII-1988, leg. Luceño & Vargas 2586PV. SORIA: cañón del río Lobos, 30TVM9423, 16-V-1991, leg. Vargas 2893PV.

***S. fragilis* subsp. *fragilis***

FRANCIA: dept. Pyrénées-Orientales, BG.

***S. fragilis* subsp. *paniculata***

TERUEL: Sierra de Albarracín, Albarracín, 30TXK3274, 1100 m, fisuras de rocas calizas del pueblo, 8-IV-1993, leg. P. Vargas 3146PV.

***S. geranioides***

ANDORRA: Circo de Pessons, 31TCH9009, 2400 m, 5-VIII-1988, leg. Luceño & Vargas

2589PV. BARCELONA: Sierra de Montseny, camino que sube desde la fuente de Passavets a la parte superior del abetal de Passavets, orient. NE, 31TDG52, 1420 m, sobre esquistos en zona de hayedo, 3-IX-1991, leg. A. Bombí (3178PV); Sierra de Montseny, parte superior del abetal de Passavets, cerca del "pou de glaç", 31TDG52, 1440 m, orientación N, 3-IX-1991, leg. A. Bombí (3179PV).

***S. intricata***

LERIDA: puerto de la Bonaigua, 31TCH3724, 2000 m, 30-V-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2910PV; Tredós, río Aiguamoix, 31TCH2928, 1400 m, 30-V-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2911PV.

***S. losae***

LA RIOJA: macizo de Urbión, barranco del río Urbión, 30TWM1154, 1500 m, 9-VII-1989, leg. Alejandro, Gil Zúñiga, Luceño & Vargas 2823PV; Sierra de Urbión, barranco del río Urbión, 30TWM1154, 1500 m, grietas de rocas calizas, 12-VII-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2951PV; Anguiano, 30TWM1979, 800 m, grietas de roquederos calizos, 12-VII-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2957PV; Brieva de Cameros, 30TWM2067, 1300 m, fisuras de roquederos calizos, leg. P. Vargas 3169PV.

***S. maderensis***

PORTUGAL: isla de Madeira, VIII-1992, Franquinho & Costa.

***S. moncayensis***

GUADALAJARA: Pelegrina, barranco del río Dulce, 30TWK3241, 900 m, fisuras de roquederos calizos, 13-V-1991, leg. Luceño & Vargas 2882PV; Molina de Aragón, Hoz del río Gallo, ermita de la Hoz del río Gallo, 30TWL8420, 1100 m, fisuras de rodenos, 22-VII-1991, leg. Vargas 2956PV; La Cabrera, barranco del río Dulce, 30TWK34, 900 m, roquederos calizos, 12-IV-1993, Vargas 3149PV. TERUEL: Sierra de Cucalón, sobre Bea, 30TVL5645, 1200 m, 27-V-1991, leg. Luceño & Vargas 2898PV.

***S. pentadactylis* subsp. *pentadactylis***

ANDORRA: port Tristaina, El Franquinho & Costa. Serrat, 31TCH7621, 2120 m, grietas

de roca silíceas, 6-VII-1992, leg. S. Castroviejo 11918SC & al.

***S. pentadactylis* subsp. *almanzorii***

AVILA: Hoyos del Espino, La Plataforma, 30TUK1060, 1800 m, 5-VI-1991, leg. Luceño, Rosselló & Vargas 2941PV.

***S. pentadactylis* subsp. *willkommiana***

MADRID: Sierra de Guadarrama, laguna de Peñalara, 30TVL1921, 9-VI-1991, leg. Luceño & Vargas 2946PV; Sierra de Guadarrama, Parque Natural de Peñalara, laguna de Peñalara, 30TVL12, 2300 m, fisuras de gneises, 13-VI-1993, leg. Vargas 3176PV.

***S. trifurcata***

ASTURIAS: Fuejo, proximidades del río Sama, 30TTP5508, 300 m, 26-VII-1988, leg. Luceño & Vargas 2580PV.

***S. vayredana***

BARCELONA: Sierra de Montseny, pista que une las carreteras del Turó de l'Home y Santa Fe, 31TDG5323, 1000 m, 28-V-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2895PV; Sierra de Montseny, base de "les Agudes", exposición E, 31TDG5425, 1200 m, 28-V-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2896PV; Sierra de Montseny, base de "les Agudes", exposición E, 31TDG5425, 1100 m, 28-V-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2897PV; Sierra de Montseny, parte superior del abetal de Passavets, cerca del "pou de glaç", 31TDG52, 1440 m, orientación N, 3-IX-1991, leg. A. Bombí (3180PV); Sierra de Montseny, camino de Pla Pedrers a "l'Avetosa", sobre la casa "El Camps", 31TDG52, 1380 m, orientación E, leg. A. Bombí (3181PV).

Seguidamente indicamos la metodología empleada en cada apartado.

### 5.2.1. Desarrollo de las inflorescencias

De las numerosas semillas de algunas especies del grupo estudiado que germinamos en otoño de 1991 y en primavera de 1993 tan solo florecieron 21 individuos de táxones de ambas series: 12 de *S. losae* (serie *Pentadactylis*) y 10 de *S. cuneata*, 4 de *S.*

*trifurcata* y 1 de *S. babiana* (serie *Ceratophyllae* s.str.).

Por otra parte, observamos también cómo se desarrollaron las inflorescencias todos los híbridos de la generación F<sub>1</sub> obtenidos en el capítulo 7, sobre hibridación experimental.

### 5.2.2. Desarrollo floral

Durante los 7 años de preparación de la memoria doctoral estuvimos cultivando un gran número de ejemplares de la mayor parte de las especies, en las que observamos la eclosión de sus flores, lo mismo que en individuos de campo.

### 5.2.3. Producción de polen, primordios seminales y cociente P/O

Anteras recolectadas previamente a la antesis -de al menos 3 flores por individuo- fueron en alcohol al 70%. Debido a que las anteras de la mayor parte de los táxones fluctuaron en un número de granos de polen entre 1000 y 6000, decidimos seguir las indicaciones de CRUDEN (1976: 32) y recontar una antera por flor y multiplicar el resultado por 10 para estimar el número de granos de polen producido por cada flor.

Para conocer la producción de polen viable e inviable se utilizó un método de tinción doble según lo descrito por ALEXANDER (1980). Dicho método, tiñe la cubierta polínica por una parte -de verde- y el citoplasma -de púrpura- por otra cuando el polen es viable. Para ello se mezclaron los siguientes compuestos: 20 mL de etanol, 2 mL de verde malaquita al 1% en etanol al 95%, 50 mL de agua destilada, 40 mL de glicerol, 10 mL fucsina ácida al 1%, 5 g de fenol (densidad= 0,8) y 1-6 mL de ácido láctico.

Para el recuento de primordios seminales y semillas introdujimos cada cápsula madura antes de su apertura en un sobre.

Los resultados que aportamos en el



apartado 5.3. en relación con la producción de primordios seminales son los derivados de recuentos de cápsulas para este propósito. Asimismo, hicimos recuentos de cápsulas cuyas flores funcionaron como receptoras de polen en las hibridaciones realizadas en el capítulo 7 sobre hibridación experimental.

#### 5.2.4. Polinizadores

No hemos realizado un estudio sistemático sobre el tipo de insectos polinizadores encontrados, aunque sí observamos cierto tipo de ellos visitando flores de nuestras especies en el campo.

#### 5.2.5. Sistemas reproductivos

Durante las primaveras de 1991 y 1993 se intentaron realizar algunos **ensayos de polinización** artificiales más bien dispersos, que nos diesen una idea del grado de compatibilidad del sistema reproductivo de algunos táxones del grupo estudiado. Por motivos de vigor y estado de floración de ejemplares en cultivo, seleccionamos los individuos que se muestran en la tabla 5.2; en dicha tabla se indican los tests a que se sometieron los individuos de cada población (nº de recolección). Además utilizamos una especie de la subsección *Saxifraga* (*S. biternata*) para algunos de los test como control.

Las polinizaciones cruzadas y geitonógamas se realizaron según se explica en el apartado 7.2 del capítulo de hibridación experimental. Los test que se hicieron al aire libre se llevaron a cabo en el Jardín Botánico de Madir. El objetivo fue tan solo conocer si existían resultados positivos o negativos, pero no se pretendía obviamente ninguna comparación, ya que no se dispuso de todas las especies en iguales condiciones.

Por otra parte, en la primavera de 1993 se realizaron **test de apomixis** para las especies que se muestran a continuación. Para ello se emascularon todas las flores antes de que

maduraran los estambres.

Especies utilizadas para dicho test: *S. intricata* (2910PV, 1 ind.), *S. losae* (2951PV, 1 ind.; 2957PV, 1 ind.; 2823PV, 2 ind.), *S. moncayensis* (2956PV, 4 ind.; 3149 PV, 1 ind.), *S. vayredana* (2895PV, 1 ind.), *S. cuneata* (2950PV, 2 ind.), *S. babiliana* (2992PV, 1 ind.; 2959PV, 1 ind.) y *S. canaliculata* (2511PV, 1 ind.).

Por otro lado, se ha observado en alguna planta en cultivo que parece posible la **reproducción vegetativa**, pues algunas rosetas en contacto con un sustrato arenoso desarrollan raíces adventicias —en concreto se observó en *S. canaliculata* 2513PV—.

#### 5.2.6. Eficacia reproductiva y germinativa

Para obtener unos primeros datos que nos ayudasen a esclarecer si existen diferencias en la **eficacia reproductiva** entre los dos patrones de crecimiento de los tallos floríferos, hemos ideado un ensayo en el que estudiamos el ciclo biológico de dos especies durante la etapa reproductiva, es decir desde la aparición de las inflorescencias hasta la germinación de las semillas. Para ello, elegimos una localidad y un emplazamiento natural en el cual creciesen juntas 1 especie de cada uno de los dos grupos descritos anteriormente, intentando así evitar que ciertos factores exógenos (temperatura, humedad, vectores polinizantes, etc.) afectasen a las plantas de ambas especies de manera desigual. Seleccionamos una población de *S. losae* y otra de *S. cuneata* en La Rioja (macizo de Urbión, barranco del río Urbión, grietas de roquedos calizos, 30TWM1154, 1500 m) orientadas ambas al NE. Visitamos dicha localidad cuando ambas plantas habían finalizado la polinización pero antes de que se abriesen las cápsulas, es decir durante los primeros 15 días del mes de julio.

La medición de los parámetros indicados a continuación se efectuó a partir de los materiales recolectados en las

primaveras de 1989 y 1991. Inicialmente (1989) recolectamos al azar 15 individuos de cada una de ambas especies del mismo roquedo. Procedimos al recuento de 6 parámetros —unos en el campo, otros en el laboratorio— para intentar valorar la eficacia reproductiva: a) número total de rosetas por individuo, b) número total de rosetas en floración, c) número total de inflorescencias, d) número total de flores, y e) número de

primordios seminales y semillas de 4 flores de cada individuo tomadas al azar. Al comprobar que con 10 individuos obteníamos resultados significativos, repetimos el ensayo para materiales de 1991 pero seleccionamos 6 flores por cada individuo recolectado para estudiar el mismo número de flores, es decir 60 flores por subpoblación de cada año.

	P.C.A.	P.A.L.	P.C.A. con planta hija	G.A.L.	G.A.	G.A. y P.C.A.
<i>S. intricata</i> 2911PV	—	—	—	1 ind.	—	—
<i>S. moncayensis</i> 2882PV	—	4 ind.	—	1 ind.	1 ind.	—
<i>S. vayredana</i> 2896PV	2 ind.	—	—	—	—	1 ind.
<i>S. camposii</i> 2881PV	—	—	—	1 ind.	1 ind.	—
<i>S. cuneata</i> 2893PV	—	3 ind.	—	—	—	—
<i>S. bitermata</i> 2508PV	—	—	2 ind.	—	1 ind.	—

**Tabla 5.2** Tipos de cruzamientos intraespecíficos efectuados y número de individuos empleados (ind.) para las especies indicadas. (P.C.A.: polinización cruzada artificialmente; P.A.L.: polinización al aire libre; G.A.L.: geitonogamia al aire libre; G.A.: geitonogamia artificial).

Por otra parte realizamos unos experimentos de **germinación** de las semillas de *S. losae* y *S. cuneata* a partir de material recogido en el campo de la localidad indicada anteriormente durante el verano de 1991 (números de referencia 2950PV y 2951PV, respectivamente), el cual fue almacenado a temperatura de habitación y en medio seco hasta que se indujo su germinación. Se sometieron a las muestras de semillas en germinación a las temperaturas del exterior del Jardín Botánico de Madrid durante el periodo comprendido entre el 2º y el 9º mes después de que las cápsulas estuviesen totalmente maduras (mes de julio), es decir durante los meses de septiembre, octubre, noviembre, diciembre de 1991 y enero, febrero y marzo de

1992. El primer día de cada uno de estos meses se pusieron a germinar muestras de 100 semillas, considerándose terminado el periodo germinativo tras 5 semanas, al suponerse tiempo suficiente para que se apreciara alguna respuesta germinativa. A su vez, se procedió a anotar diariamente las temperaturas máximas y mínimas, así como el fotoperiodo. Las muestras estuvieron expuestas a temperaturas medias levemente superiores a las esperadas para las localidades de origen del material estudiado [véanse los climodiagramas de ALLUE 1990 para Madrid—Retiro y Anguiano (La Rioja)]. Las temperaturas y fotoperiodos durante la germinación son mostrados en la tabla 5.3. Otros datos intentaron obtenerse

el primer mes del ensayo al someter algunas muestras a otras condiciones que pudieran encontrarse en la naturaleza, tales como germinación en oscuridad o sobre tierra recogida de la misma localidad. Debido a que los resultados fueron similares a los obtenidos con luz y sobre papel Whatman, abandonamos las inducciones de la germinación bajo estas condiciones.

A su vez, mantuvimos las semillas de la localidad riojana indicada anteriormente ante dos tipos de temperaturas durante la germinación: en el exterior del Jardín Botánico de Madrid, e introducidas en una sala a temperaturas de habitación, es decir fluctuantes entre 20–28 °C.

Por otro lado, realizamos unos ensayos de longevidad del mismo material tras almacenarlo a la indicada temperatura de habitación en seco durante dos años. Las semillas fueron germinadas también en el exterior e interior del Jardín Botánico a finales de 1991 y principios de 1992.

Por último, realizamos germinaciones puntuales de 100 semillas de otras especies durante un solo mes, tal y como se indica en la tabla 5.16. En este caso, pretendimos conocer algún dato del comportamiento germinativo de otras especies.

	Tª media de las máximas	Tª media absoluta	Tª media de las mínimas	Intervalo de fotoperiodo
Sep.91	30,2	23,4	16,5	12h 45'– 11h 30'
Oct.91	26,9	18,1	6,7	11h 30'– 10h 30'
Nov.91	19,3	11,8	4	10h 30'– 9h 30'
Dic.91	17,6	10,3	3,3	9h 30'– 9h 20'
En.91	16,1	8,7	0,6	9h 20'– 10h 5'
Feb.91	27,4	15,3	3,1	10h 5'– 11h 13'
Mar.91	29,1	17,4	5,8	11h 13'– 12h 38'

**Tabla 5.3** Temperaturas medias en °C (absolutas, de las máximas y de las mínimas) y fotoperiodo registrados durante la inducción a la germinación de *S. losae* (2951PV) y *S. cuneata* (2950PV).

### 5.3. RESULTADOS

#### 5.3.1. Desarrollo de las inflorescencias

Todas las plantas recolectadas en el campo y cultivadas en el invernadero mantuvieron su característico tipo de crecimiento del tallo florífero descrito anteriormente.

Por otra parte, observamos cómo se desarrollaron los tallos floríferos de los híbridos de la generación  $F_1$  que florecieron. En concreto, 98 individuos de la generación  $F_1$

florecieron y desarrollaron en casi todos los casos tallos floríferos terminales. Tan solo, un único ejemplar del híbrido de *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* x *S. cuneata* mostró inflorescencias de ambos tipos. En la tabla 5.4 mostramos los resultados obtenidos en la descendencia de 6 tipos de cruzamientos y sus recíprocos.

Además, el tipo de crecimiento de las primeras inflorescencias -y por tanto de ciertas especies correspondió mayoritariamente al esperado que desarrollasen las especies totalmente

adultas, y así: *S. losae* desarrolló siempre inflorescencias terminales o de tipo acrocárpico y *S. cuneata*, *S. trifurcata* y *S. babiana* desarrollaron inflorescencias axilares o de tipo *pleurocárpico*, a excepción de dos individuos de *S. cuneata*.

### 5.3.2. Desarrollo floral

Todas las flores presentan la misma estructura, es decir, 5 sépalos, 5 pétalos, 10 estambres –reunidos en 2 verticilos de 5 estambres cada uno, unos opositisépalos y otros opositipétalos– y 2 estilos que conducen a un ovario bicarpelar sincárpico. Anomalías en esta estructura básica son comunes especialmente en el número de pétalos (6, 7 ó más) o de estilos (a veces 3).

Tanto las flores de las especies puras como las de los híbridos de primera generación obtenidos siguen el mismo comportamiento al producirse la antesis. El verticilo de estambres opositisépalos madura primero para después hacerlo el opositipétalo. Dentro de cada verticilo, no existe un orden de maduración, aunque las anteras más próximas a la primera que eclosiona suelen hacerlo subsiguientemente a ella. El estambre que va a madurar y que se encontraba apoyado sobre el pétalo va irguiéndose hasta quedar en el centro de la flor y sincrónicamente se produce la eclosión de la antera.

Debido a que el estambre se mantiene en esta posición central durante aproximadamente medio día, podemos llegar a observar de 2 a 4 anteras maduras y erguidas al mismo tiempo. Después de unas horas cada estambre vuelve a la posición inicial, apoyándose sobre el pétalo, pero con la antera ya eclosionada. Si la temperatura es primaveral, en 2 ó 3 días han madurado todos los estambres de una misma flor.

Por otro lado, la presencia de protandria es constante en todas las especies, con aproximadamente 2–3 días de desfase entre la madurez del último estambre y la madurez de los estigmas. Por tanto, desde la antesis de la flor hasta la madurez de los estigmas pasan aproximadamente 5 días en condiciones primaverales.

El néctar proviene de un disco carnosos perigino; es amarillento, cristalino y aparece en forma de gotículas que se observan en el borde del disco.

### 5.3.3. Producción de polen, primordios seminales y cociente P/O

En la tabla 5.5 se reflejan los valores medios obtenidos para 11 táxones del grupo estudiado.

Progenitores	n° de individuos F <sub>1</sub>	tipo de inflorescencia
<b>CRUZAMIENTOS DE TAXONES DE LA MISMA SERIE</b>		
<i>S. camposii</i> subsp. <i>camposii</i> 2881PV x <i>S. canaliculata</i> 2513PV	12	terminal
<i>S. canaliculata</i> 2513PV x <i>S. camposii</i> subsp. <i>camposii</i> 2881PV	12	terminal
<i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>almanzorii</i> 2941PV x <i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>willkommiana</i> 2946PV	6	terminal
<i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>willkommiana</i> 2946PV x <i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>almanzorii</i> 2941PV	7	terminal
<b>CRUZAMIENTOS DE TAXONES DE DISTINTA SERIE</b>		
<i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>almanzorii</i> 2941PV x <i>S. cuneata</i> 2894PV	4	terminal
<i>S. cuneata</i> 2894PV x <i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>almanzorii</i> 2941PV	4	terminal
<i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>willkommiana</i> 2946PV x <i>S. cuneata</i> 2894PV	9 1	terminal ambos
<i>S. cuneata</i> 2894PV x <i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>willkommiana</i> 2946PV	11	terminal
<i>S. cuneata</i> 2893PV x <i>S. moncayensis</i> 2882PV	11	terminal
<i>S. cuneata</i> 2893PV x <i>S. moncayensis</i> 2882PV	11	terminal
<i>S. moncayensis</i> 2898PV x <i>S. cuneata</i> 2894PV	14	terminal
<i>S. moncayensis</i> 2882PV x <i>S. cuneata</i> 2893PV	18	terminal
<i>S. cuneata</i> 2894PV x <i>S. vayredana</i> 2897PV	8	terminal
<i>S. vayredana</i> 2895PV x <i>S. cuneata</i> 2894PV	7	terminal

**Tabla 5.4** Tipo de desarrollo de los tallos floríferos (*terminal* o *axilar*) de los individuos de la generación F<sub>1</sub> que florecieron.

Taxon	Estimación media del n° granos polen por flor	% polen viable	Media del n° de primordios seminales (n° flores; n° de individuos estudiados)	P/O
<i>S. camposii</i> subsp. <i>camposii</i> 2881PV	40440	89	120±45 (24; 2)	337
<i>S. camposii</i> subsp. <i>leptophylla</i> 5888ML	62140	92	198±58 (7; 1)	314
<i>S. moncayensis</i> 3149PV	11710	72	160±48 (37; 5)	73
<i>S. vayredana</i> 2895PV	20200	86	140±35 (62; 1)	144
<i>S. intricata</i> 2911PV	10850	32	179±26 (4; 1)	60
<i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>almanzorii</i> 2941PV	21260	86	227±73 (61; 4)	94
<i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>willkommiana</i> 3176PV	37760	80	183±106 (55; 2)	206
<i>S. losae</i> 3169PV	26420	88	110±30 (125; 25)	240
<i>S. fragilis</i> subsp. <i>paniculata</i> 3146PV	41000	90	115±47 (31; 2)	356
<i>S. cuneata</i> 2514PV	32940	95	195±70 (125; 25)	169
<i>S. babiana</i> 2959PV	42680	95	96±35 (10; 1)	444

**Tabla 5.5** Estimación del número de granos de polen (n° de granos de una antera x 10), porcentaje de polen viable, media del número de primordios seminales por flor y cociente P/O (n° de granos de polen / n° de primordios seminales por flor).

#### 5.3.4. Polinizadores

El tipo de polinizadores encontrados fueron en su mayor parte dípteros, tales como *Musca* o sírfidos (Syrphidae).

Sin embargo, no fue registrado el número de flores polinizadas, por lo que dichos valores constituyen tan solo unos primeros datos orientativos para futuros experimentos sobre polinización.

#### 5.3.5. Sistemas reproductivos

Los datos expuestos en la tabla 5.6 muestran el porcentaje de semillas bien formadas que contenían las cápsulas, en relación al número de primordios seminales.

En la tabla 5.7 se observa que en ninguno de los 6 táxones utilizados para los test de apomixis se obtuvo ni una sola semilla.

Especie	P.C.A. Y G.A.	P.A.L.	P.C.A. con planta hija	G.A.L.	G.A.	P.C.A.
<i>S. intricata</i> 2911PV	—	—	—	11% (n= 5)	—	—
<i>S. moncayensis</i> 2882PV	—	29% (n= 24)	—	20% (n= 32)	12% (n= 10)	—
<i>S. vayredana</i> 2896PV	5% (n=37*)	—	—	—	—	18,4% (n= 5)
<i>S. camposii</i> subsp. <i>camposii</i> 2881PV	—	—	—	27% (n= 12)	6,4% (n= 13)	—
<i>S. cuneata</i> 2893PV	—	11% (n= 20)	—	—	—	—
<i>S. biternata</i> 2508PV	—	—	4,8% (n= 5)	—	9,4% (n= 7)	—

**Tabla 5.6** Porcentaje de semillas obtenidas en relación al número de primordios seminales para las especies y tipos de polinización indicados. (P.C.A.: polinización cruzada artificialmente; P.A.L.: polinización cruzada naturalmente; G.A.L.: geitonogamia natural; G.A.: geitonogamia artificial; n: número de cápsulas obtenidas; \*: en este caso fue contabilizado el total de flores polinizadas (71) de los 2 individuos.).

Taxon	n° de flores emasculadas	n° de cápsulas con semillas
<i>S. moncayensis</i> 2956PV(ind. 1)	9	0
<i>S. moncayensis</i> 2956PV(ind. 2)	15	0
<i>S. moncayensis</i> 2956PV(ind. 3)	14	0
<i>S. moncayensis</i> 2956PV(ind. 4)	19	0
<i>S. moncayensis</i> 3149PV	40	0
<i>S. moncayensis</i> 2823PV	15	0
<i>S. vayredana</i> 2895PV	3	0
<i>S. losae</i> 2957PV	18	0
<i>S. losae</i> 2951PV	13	0
<i>S. canaliculata</i> 2511PV	33	0
<i>S. intricata</i> 2910PV	4	0
<i>S. cuneata</i> 2950PV	53	0
<i>S. babiana</i> 2959PV	24	0
<i>S. babiana</i> 2992PV	17	0

**Tabla 5.7** Resultados del test de apomixis para los individuos utilizados.

Individuo	n° total de rosetas	n° de rosetas en floración	n° de inflorescencias	n° de flores totales	n° de semillas/ n° de primordios seminales (n= 4 flores)	
1	63	36	36	162	78/145 121/166	79/168 82/158
2	126	26	26	105	55/83 35/72	35/67 96/159
3	74	22	22	113	31/111 39/147	49/165 32/127
4	145	37	37	316	51/88 36/92	55/83 49/100
5	119	37	37	231	26/110 36/106	30/125 39/112
6	98	20	20	172	26/79 33/80	53/101 37/111
7	112	35	35	209	90/118 85/119	63/99 96/132
8	209	46	46	361	54/115 71/117	49/114 69/100
9	107	29	29	234	62/111 65/112	73/116 89/135
10	226	19	19	97	24/103 20/94	26/96 24/107
11	90	30	30	163	53/80 70/122	48/95 65/86
12	143	27	27	139	83/141 48/95	37/92 52/109
13	233	75	75	420	22/105 24/55	50/103 39/99
14	357	70	70	500	27/64 28/68	27/62 62/100
15	43	9	9	42	50/134 73/148	44/77 40/93
totales	2145	518	518	3264	3078/6407	
media	143±79	35±17	35±17	218±12	52±22/ 109±21	

**Tabla 5.8** Resultados de varios parámetros reproductivos en *S. losae* (material recolectado en 1989).

Por otro lado, de las 30 flores de *S. bitermata* utilizadas como control -sin emasculas y dejadas expuestas dentro del invernadero- ninguna dió ni tan siquiera semillas malformadas, ello ratifica la escasa probabilidad de polinización libre en el sistema cerrado que constituye el invernadero.

### 5.3.6. Eficacia reproductiva y germinativa

En primer lugar exponemos en las tablas

5.7, 5.8, 5.9 y 5.10 los resultados para *S. losae* y *S. cuneata* de los 6 parámetros indicados anteriormente a partir de los materiales de 1989 y 1991, respectivamente. A continuación, mostramos un cuadro resumen con los resultados sobre la eficacia reproductiva de ambas especies en la localidad estudiada, así como estimaciones a partir de dichos datos (tabla 5.12).



Individuo	n° total de rosetas	n° de rosetas en floración	n° de inflorescencias	n° de flores totales	n° de semillas/ n° de primordios seminales (n= 4 flores)	
1	17	8	16	101	58/272 47/133	50/122 56/108
2	10	5	5	56	43/98 147/239	47/86 62/192
3	35	20	25	125	180/222 183/225	55/120 49/124
4	26	5	7	27	64/135 110/189	113/148 129/174
5	59	35	57	379	73/178 46/122	88/168 70/167
6	11	7	11	95	39/165 51/161	51/240 48/176
7	47	15	26	139	113/132 207/232	166/286 127/164
8	11	7	16	92	75/157 153/231	162/269 101/205
9	28	7	9	51	141/221 68/130	90/159 38/123
10	15	9	16	68	159/183 73/128	216/254 234/263
11	48	32	33	317	214/342 260/323	95/157 89/145
12	50	34	55	463	200/310 85/137	141/238 182/243
13	35	21	49	342	126/306 194/331	120/330 247/526
14	42	26	40	174	38/114 117/201	121/200 105/152
15	19	11	11	76	115/270 55/115	55/129 194/251
totales	453	243	375	2505	6735/11921	
media	30,2±16	16±11	25±17	167±13	112±60 / 199±79	

**Tabla 5.9** Resultados de varios parámetros reproductivos en *S. cuneata* (material recolectado en 1989).

Individuo	n° total de rosetas	n° de rosetas en floración	n° de inflorescencias	n° de flores totales	n° de semillas / n° de primordios seminales (n= 6 flores)		
1	58	13	13	98	96/147 31/72	72/105 23/47	97/133 32/58
2	396	51	51	415	67/107 62/80	72/89 55/72	57/90 81/109
3	142	32	32	144	9/83 33/69	65/116 35/82	60/110 22/54
4	83	13	13	57	85/122 26/40	105/151 47/80	41/62 81/158
5	118	32	32	140	77/106 75/108	55/98 25/53	93/117 101/121
6	125	25	25	90	132/190 138/191	145/195 114/161	16/76 141/182
7	106	47	47	356	85/127 121/152	108/148 85/112	121/156 124/152
8	47	28	28	179	32/84 23/77	34/79 40/87	28/73 35/94
9	42	27	27	267	97/151 100/155	102/124 108/137	106/140 66/146
10	85	24	24	187	72/90 71/81	75/100 76/105	86/115 94/112
<b>totales</b>	<b>1202</b>	<b>292</b>	<b>292</b>	<b>1933</b>	<b>4355/6631</b>		
<b>media</b>	<b>120±97</b>	<b>29±12</b>	<b>29±12</b>	<b>193±11</b>	<b>73±35/111±38</b>		

**Tabla 5.10** Resultados de varios parámetros reproductivos en *S. losae* (material recolectado en 1991).

Individuo	n° total de rosetas	n° de rosetas en floración	n° de tallos floríferos	n° de flores totales	n° de semillas/ n° de primordios seminales (n= 6 flores)
1	24	15	20	75	96/150 128/195 137/186 143/201 148/238 90/163
2	17	10	14	60	60/77 148/240 158/260 37/60 64/122 168/259
3	18	12	15	100	59/129 94/210 145/193 80/174 80/158 153/291
4	20	18	23	236	79/174 79/146 75/128 124/234 74/153 202/273
5	20	7	11	57	92/162 252/339 67/114 182/229 209/283 247/303
6	57	35	51	180	172/229 40/100 72/168 133/224 196/261 122/160
7	11	7	9	39	159/210 198/277 131/169 173/277 143/170 150/187
8	42	18	22	107	90/138 102/142 147/189 70/95 160/230 186/229
9	7	2	4	33	91/201 39/147 75/232 62/217 84/262 107/250
10	3	2	2	19	117/148 89/130 88/128 85/110 96/126 238/273
sumatorio	219	126	149	906	7285/11472
media	22±15	13±90	15±15	91±66	121±52/191±60

**Tabla 5.11** Resultados de varios parámetros reproductivos en *S. cuneata* (material recolectado en 1991).

	<i>S. losae</i> (1989)	<i>S. losae</i> (1991)	<i>S. cuneata</i> (1989)	<i>S. cuneata</i> (1991)
N° de rosetas por ind.	143±79** (n=15)	120±97** (n=10)	30,2±16 (n= 15)	22±15 (n= 10)
N° de rosetas en floración por ind.	35±17** (n=15)	29±12** (n=10)	16±11 (n=15)	13±9 (n=10)
N° de inflorescencias por ind.	35±17* (n=15)	29±12* (n=10)	25±17 (n=15)	15±15 (n=10)
N° de inflorescencias por roseta en floración	1±0** (n=518)	1±0** (n=292)	1,6±1,2 (n=243)	1,4±3,7 (n=126)
N° de flores por ind.	218±12** (n=15)	193±11** (n=10)	167±13 (n=15)	91±66 (n=10)
N° de flores por inflorescencia	6,1±2,5 (n=518)	6,3±2,5 (n=292)	6,0±2,4 (n=375)	6,1±2,4 (n=149)
N° de primordios seminales por flor	109±21** (n=60)	111±38** (n=60)	199±79 (n=60)	191±60 (n=60)
N° de primordios seminales estimados por ind. (n° medio de primordios seminales por flor x n° medio de flores por ind.)	23762	21423	33233	17381
N° de semillas por cápsula	52±22** (n=60)	73±35** (n=60)	112±60	121±52
N° de semillas estimadas por ind. (n° medio de semillas por cápsula x n° medio de flores por ind.)	11336	14089	18704	11011
% de éxito reproductivo (n° medio de semillas por cápsula/ n° medio de primordios seminales por flor)	47,7%	65,8%	56,3%	63,3%

**Tabla 5.12** Resumen de los resultados obtenidos de varios parámetros relacionados con la eficacia reproductiva en *S. losae* y *S. cuneata* (datos de 1989 y 1991) y estimaciones hechas a partir de dichos parámetros. [Diferencias significativas entre ambas especies dentro de cada año según el test t de Student: \*,  $p < 0,05$ ; \*\*,  $p < 0,01$ ].

En la tabla 5.13 mostramos los resultados de la germinación mensual de ambos táxones ante dos tipos de temperatura. Asimismo, los resultados la germinación sobre tierra de ambas especies durante octubre y noviembre fueron de 95% y 96% para *S. losae* y *S. cuneata*, respectivamente. En octubre se procedió a la inducción a la germinación en oscuridad, obteniéndose un 91% para *S. losae* y 90% para *S. cuneata*.

Por otro lado, se indujo la germinación en septiembre de una muestra de 100 semillas de cada especie que previamente se mantuvieron en el frigorífico (sometidas a 7° C.) durante una semana.

De esta manera se intentó suministrar el frío equivalente a la estratificación. Sin embargo los resultados fueron nuevamente mínimos (0% para *S. losae* y 1% para *S. cuneata*).

Además, en la tabla 5.14 indicamos los resultados de longevidad tras mantener almacenadas semillas durante dos años.

Por último, en la tabla 5.15 se aportan algunos datos para otros táxones mantenidos en seco y a temperaturas de habitación durante diferentes tiempos de almacenamiento.

Especie y temperatura	Sep.91	Oct.91	Nov.91	Dic.91	Ene.92	Feb.92	Mar.92
<i>S. losae</i> (2951PV) Tªexterior	0	99	99	99	97	98	98
<i>S. losae</i> (2951PV) Tªinterior	0	12	49	98	100	99	97
<i>S. cuneata</i> (2950PV) Tªexterior	5	97	97	97	96	99	100
<i>S. cuneata</i> (2950PV) Tªinterior	0	15	20	98	95	97	76

**Tabla 5.13** Porcentajes de germinación de semillas en diferentes meses a partir de material recolectado en el verano de 1991.

Por otro lado, en previsión de que el embrión de las semillas aún no estuviese maduro, sometimos a pretratamiento una muestra de *S. losae* y otra de *S. cuneata* recolectadas en verano de 1992. Para ello, mantuvimos 100 semillas de cada especie en el frigorífico (aproximadamente a 7 °C) durante una semana antes de su imbibición a temperaturas de habitación durante el mes de septiembre de 1992. Los resultados para ambas especies fueron de 0% de germinación.

Por otro lado, mantuvimos en oscuridad – en *placas Petri* envueltas en papel de plata–, durante octubre de 1991 y en el exterior del Jardín Botánico, muestras recolectadas en verano de 1991 de 100 semillas de *S. losae* y *S. cuneata*. Al obtener resultados semejantes a los expuestos en la tabla 5.13 para octubre de 1991, no continuamos manteniendo más muestras en estas condiciones durante los meses siguientes.

Especie y temperatura	Nov.91	Dic.91	Ene.92	Feb.92	Mar.92
<i>S. losae</i> (2823PV) Tª exterior	25	29	64	48	54
<i>S. losae</i> (2823PV) Tª interior	12	40	70	–	9
<i>S. cuneata</i> (2822PV) Tª exterior	83	76	90	93	86
<i>S. cuneata</i> (2822PV) Tª interior	85	54	97	–	65

**Tabla 5.14** Porcentajes de germinación de semillas en diferentes meses, después de permanecer dos años almacenadas en seco y a temperatura de habitación.

Taxon	Fecha de recolección	Fecha de siembra	% de germinación
<i>S. trifurcata</i> 2580PV ext/tie	26-VII-1988	1-X-1991	47
<i>S. maderensis</i> F&C* ext/pap	VIII-1992	1-I-1993	36
<i>S. babiana</i> 2549PV int/pap	25-VII-1988	1-III-1992	65
<i>S. babiana</i> 2560PV int/pap	25-VII-1988	1-III-1992	40
<i>S. cuneata</i> 2586PV int/pap	25-VII-1988	1-III-1992	10
<i>S. pentadactylis</i> 11918SC* int/pap	6-VII-1992	1-I-1993	60
<i>S. fragilis</i> BG	1986	1-III-1992	73
<i>S. canaliculata</i> 2516PV int/pap	11-VI-1988	1-I-1992	70
<i>S. canaliculata</i> 2578PV int/pap	27-VII-1988	1-I-1992	40
<i>S. canaliculata</i> 2581PV int/pap	27-VII-1988	1-I-1992	96
<i>S. canaliculata</i> 2513PV ext/tie	11-VI-1988	1-X-1991	90
<i>S. canaliculata</i> 2513PV ext/tie	11-VI-1988	1-XI-1992	75
<i>S. canaliculata</i> 2513 PV int/pap	11-VI-1988	1-I-1992	90
<i>S. vayredana</i> 3180PV* ext/tie	3-IX-1991	1-X-1991	85
<i>S. vayredana</i> 3181PV* ext/tie	3-IX-1991	1-X-1991	87
<i>S. geranioides</i> 3178PV* ext/tie	3-IX-1991	1-X-1991	97
<i>S. geranioides</i> 3179PV* ext/tie	3-IX-1991	1-X-1991	87
<i>S. geranioides</i> 2589PV ext/tie	5-VIII-1988	1-XI-1991	16
<i>S. geranioides</i> 2589PV ext/tie	5-VII-1988	1-III-1991	28

**Tabla 5.15** Porcentajes de germinación para ciertas especies (ext: expuestas a temperaturas del exterior del Jardín Botánico; int: expuestas a temperaturas de habitación; tie: sembradas sobre tierra; pap: sembradas sobre papel Whatman en placa Petri). Las semillas de las especies marcadas con un asterisco (\*) fueron embebidas el mismo año que fueron recolectadas.

## 5.4. DISCUSION

### 5.4.1. Desarrollo de las inflorescencias

Los resultados de la tabla 5.4 revelan la dominancia del tipo de crecimiento acrocárpico sobre el pleurocárpico. Ello, unido a la aparición de inflorescencias juveniles de tipo acrocárpico en algunos ejemplares de *S. cuneata*, y a que éste es el modelo que representan la mayor parte de las especies de la sección *Saxifraga*, sugiere que el patrón pleurocárpico es un carácter derivado.

### 5.4.2. Desarrollo floral

Aunque no hemos realizado ningún ensayo para conocer cuando los estigmas están maduros, aproximadamente dos días después de la eclosión de la última antera los estigmas totalmente desarrollados muestran la superficie rugosa. Por ello, suponemos que este mecanismo impide una autogamia estricta en las especies estudiadas. Incluso WEBB (1989: 12) llega a afirmar que la protandria tiene lugar con un desfase de una semana. Sin embargo, mientras que algunos autores notaron una marcada protandria para ciertas especies –tal es el caso de MARSDEN-JONES & TURRILL (1947: 208) para la especie de nuestra sección *S. granulata* o ELVANDER (1984: 4) para táxones de la subsección *Integrifoliae* –otros como WARMING (1912) indicaron homogamia, protandria o protoginia para algunas otras especies. En la tabla 5.8 se expone una relación de las especies de *Saxifraga* con sus características de desarrollo floral.

A pesar de los resultados de MOLAU (1992) –sobre la androdioecia de *S. cernua* y *S. foliolosa*–, MOLAU & PRENTICE (1992) –acerca de la ginodioecia de *S. cespitosa*–, y MARSDEN-JONES & TURRILL (1947) y STEVENS & RICHARDS (1985) –sobre la ginodioecia de *S. granulata*–, nosotros hemos encontrado protandria y geitonogamia en todas las especies de nuestro grupo.

### 5.4.3. Producción de polen, primordios seminales y cociente P/O

Los datos de otros autores correspondientes a este apartado son escasos y dispersos.

GODFREE (1979: 27) indicó un potencialreproductivo de 200 primordios seminales para *S. cernua*. ELVANDER (1984: 5) calculó entre 45 y 195 el intervalo medio de primordios seminales y de 26 a 71 el intervalo medio de semillas por carpelo encontradas en 8 especies de la subsección *Integrifoliae* (sección *Boraphila*) del oeste de América del Norte. Los valores medios de la proporción primordios seminales/semillas que observó dicho autor a partir de flores fecundadas en el campo fue el siguiente: 60/43 en *S. apetala*, 117/64 en *S. integrifolia*, 195/53 en *S. nidifica*, 71/57 en *S. oregana*, 125/26 en *S. rhomboidea*, 88/71 en *S. subapetala* y 45/68 en *S. tempestiva* (la última proporción es errónea). McGUIRE & ARMBRUSTER (1991: 217) recontaron –en plantas polinizadas en el campo– una media de 97 semillas por flor para *S. reflexa*.

Por otro lado, MOLAU & PRENTICE (1992: 153) aportaron unos resultados más completos a partir de material recolectado en el campo para 3 especies árticas pertenecientes a diferentes grupos: 129 primordios seminales, 112 semillas, 92% de viabilidad de polen y un cociente P/O= 242 para *S. cespitosa*; 164 primordios seminales, 156 semillas, 98% de viabilidad de polen y un cociente P/O= 242 para *S. tenuis*; 232 primordios seminales, 15 semillas, 46% de viabilidad de polen y un cociente P/O= 217 para *S. cernua*, a pesar de ser una especie con reproducción sexual ocasional.

De nuestros datos merece la pena indicar el diferente porcentaje de semillas obtenidos en la manipulación experimental en comparación con el observado para especies polinizadas en su medio natural. Parece evidente la deficiencia en la polinización artificial de 2 táxones



estudiados (*S. moncayensis* y *S. camposii* subsp. *camposii*) en comparación con la realizada por los insectos del Jardín Botánico de Madrid. Los valores obtenidos para ambos táxones por geitonogamia natural (20% y 27%, respectivamente) y artificial (12% y 6,4%) parecen así indicarlo (véase la tabla 5.12). Asimismo, MOLAU & PRENTICE (1992: 153) observaron un descenso para *S. cespitosa* y *S. tenuis* del 78% y 90% (por polinización natural) al 59% y 57% (por polinización artificial), respectivamente.

Los resultados de la tabla 5.5 –referidos al porcentaje de polen viable, media del número de primordios seminales y valor del cociente P/O– muestran una fluctuación dentro de un intervalo muy similar al comentado por otros autores para otras especies del género, a excepción del caso de *S. intricata*. Con respecto al cociente P/O nos movemos entre el intervalo entre 60 (*S. intricata*) y 444 (*S. babiana*), valores que corresponden a una *autogamia facultativa* según la clasificación de CRUDEN (1976: 33).

Este sistema de reproducción estimado (autogamia facultativa), según la clasificación de CRUDEN (l.c.), parece corroborarse con los resultados orientativos que se pueden extraer de la tabla 5.6 sobre los tipos de polinizaciones conseguidas.

Por otra parte, es de interés señalar la importante diferencia del cociente P/O *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* (94) con respecto al de *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* (204), si lo comparamos con otras dos subespecies de *S. camposii*: 337 para la subespecie *camposii* y 314 para la subespecie *leptophylla*.

No obstante, somos conscientes de que sería deseable un muestreo más amplio del número de cápsulas y anteras para los táxones indicados en la tabla 5.5, así como de individuos y localidades.

#### 5.4.4. Polinizadores

Los datos conocidos -sobre saxífragas del N de América y el Artico- revelan una mayor

variedad que nuestras escasas observaciones.

ELVANDER (1984: 4) comenta sus datos sobre las especies de la subsección *Integrifoliae* (sección *Boraphila*) en América del Norte, en las que observó varios dípteros y coleópteros, e incluso hormigas, pero no lepidópteros ni himenópteros. Por otro lado, MCGUIRE & ARMBRUSTER (1991: 217) observaron que el 90% de las visitas en flores de *S. tricuspidata* y *S. reflexa* fueron realizadas por *Syrphidae* (Diptera) y por especies de los géneros *Dialictus* y *Evylaeus* (*Halictidae*, *Hymenoptera*); OLESEN & WARNCKE (1989) encontraron a *Eurimyia lineata* (*Syrphidae*, *Diptera*), *Neoscia tenur* (*Syrphidae*, *Diptera*), *Asindulum nigrum* (*Mycetophilidae*, *Diptera*), *Zygaena trifolii* (*Zygaenidae*, *Lepidoptera*) – y en menor medida otros insectos– como visitantes de *S. hirculus*.

#### 5.4.5. Sistemas reproductivos

No hemos encontrado referencias bibliográficas sobre ninguna de las especies estudiadas, sin embargo ciertos autores estudiaron algunas características reproductivas para otras especies del género.

Según unos primeros resultados aportados ahora por nosotros (tabla 5.6) parece ser que nos encontramos ante especies predominantemente alógamas pero autocompatibles; ello viene apoyado por los datos de P/O ya comentados en el apartado 5.4.3. No obstante, aunque los resultados han sido positivos, los test de autocompatibilidad se han llevado a cabo solo para 3 especies de las estudiadas, así como los test de polinización cruzada fueron realizados tan solo para otras 3 especies (véase tabla 5.6). Similares resultados obtuvo ELVANDER (1982: 270) cuando estudió la ginodioecia de *S. integrifolia* y observó la autocompatibilidad con un 38% de semillas obtenidas por cápsula. Más tarde, ELVANDER (1984: 5)

comprobó la autoincompatibilidad de *S. californica* y autocompatibilidad de 3 especies del grupo de *S. integrifolia* (*S. integrifolia*, *S. apetala* y *S. nidifica*). Sin embargo, otros autores como MCGUIRE & ARMBRUSTER (datos sin publicar) han encontrado autoincompatibilidad para *S. reflexa* y *S. tricuspidata* (MCGUIRE & ARMBRUSTER 1991: 215). De los datos del estudio de MOLAU & PRENTICE (1992: 152) se observa autofecundación para *S. cespitosa* y *S. tenuis*, aunque no para *S. cernua*. Otro autor que postuló autoincompatibilidad fue GODFREE (1979: 27) para *S. cernua*. A pesar de reproducirse esta especie por bulbillos florales, dicho autor estudió ciertas plantas con flores y con polen viable, pero no consiguió semillas en flores polinizadas manualmente. Existe un caso de alogamia obligada en el género pues *S. eschscholtzii* presenta dioecia estricta al abortar el androceo o el gineceo, según estudió CHAMBERS (1964: 203).

Por otro lado, en un artículo de WELLS (1979: 322) referente a 9 táxones del género *Heuchera*, se atribuye que existía autoincompatibilidad a 8 de ellos.

Los 13 test de apomixis negativos efectuados para 7 especies indican que ninguno de los táxones estudiados emplean este sistema de reproducción. No obstante existe el caso de apomixis en *S. stellaris* var. *comosa* que fue justificado por HUDSON (1987: 9) por una poliploidía —frecuente en las especies apomícticas del ártico— correlacionada con la proliferación de bulbillos originados a partir de primordios seminales sin previa fecundación. Por su parte, WELLS (1979: 322) no encontró evidencias de apomixis para las especies de *Heuchera* (Saxifragaceae) que estudió.

Por otro lado, hay que contemplar, aunque ocasionalmente, la posibilidad de un sistema de reproducción de tipo vegetativo en las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.l.); si bien ya es conocido para las especies de la serie *Gemmiferae* (subsección *Triplinervium*), de la subsección *Saxifraga*, así como de otras secciones del género *Saxifraga*.

#### 5.4.6. Eficacia reproductiva y germinativa

De los resultados obtenidos en los dos años estudiados (1989 y 1991) y expuestos anteriormente en las tablas 5.8, 5.9, 5.10 y 5.11 deducimos lo siguiente<sup>1</sup>:

1 El número de rosetas por individuo de *S. losae* (143 y 120) es en término medio más elevado que el de *S. cuneata* (30,2 y 22).

2 A pesar de presentar *S. cuneata* la posibilidad de que aparezcan más de una inflorescencia por roseta, en realidad solo desarrollaron por término medio 1,6 y 1,15 inflorescencias por roseta en floración frente a la única inflorescencia posible en *S. losae*. Sin embargo, cada individuo de *S. losae* produce un mayor número medio de inflorescencias (35 y 29) que los de *S. cuneata* (25 y 15), debido a que desarrolla un biotipo con más rosetas en floración.

3 El número medio de flores por inflorescencia en ambas especies es semejante (6,1 y 6,3 para *S. cuneata*, y 6 y 6,1 para *S. losae*), sin embargo se sigue manteniendo un desarrollo medio mayor de flores por individuo en *S. losae* (218 y 193 frente a 167 y 91 de *S. cuneata*) debido, una vez más, a su mayor número de rosetas en floración.

4 Sin embargo, la producción media de primordios seminales por flor (*reproducción potencial*) en las flores de *S. cuneata* (199 y 191) es muy superior a la de *S. losae* (109 y 111), lo cual arroja un valor estimado medio para cada individuo de 23.762 y 21.423 en *S. losae*, y de 33.233 y 17.381 en *S. cuneata*.

1. Los resultados que aparecen entre paréntesis se corresponden con los de 1989 y 1991, respectivamente.

Sin embargo, mientras que los individuos de 1989 de *S. cuneata* superan con un mayor número de primordios seminales por flor la carencia media de flores por individuo, en 1991 *S. cuneata* arroja un menor número medio de primordios seminales por individuo. Las causas de que *S. cuneata* presente en 1991 una reproducción potencial menor que *S. losae* e —en comparación con el comportamiento reproductivo de 1989— parece obedecer a: 1) el desarrollo de menor inflorescencias por roseta en floración (1,4 en 1991 frente a 1,6 en 1989); 2) la disminución del número medio de primordios seminales por flor (191 en 1991 frente a 199 en 1989). El descenso de ambos parámetros impide que *S. cuneata* supere la eficacia de *S. losae* en 1991.

5 Por último, la producción media de semillas por cápsula (*reproducción efectiva*) se mantiene también muy superior en cada subpoblación de *S. cuneata* (112 y 121) si lo comparamos con *S. losae* (52 y 73) debido al mayor número de primordios seminales, valores que permiten indicar un valor estimado medio para cada individuo de 11.336 y 14.089 en *S. losae* y de 18.704 y 11.011 en *S. cuneata*.

6 En cuanto a los vectores polinizantes indicar que los insectos parecen polinizar a ambas especies con éxito (48% y 66% de los primordios seminales de *S. losae*, y 56% y 63% de los primordios seminales de *S. cuneata*). Además, el aumento de 1991 se produce en ambas especies de forma similar.

Los tratamientos germinativos indicaron ciertas características germinativas. Prácticamente todas las semillas analizadas (aproximadamente el 100%) germinan 5 meses después de su recolección (Dic.91) (véase tabla 5.13). Ante las temperaturas fluctuantes del exterior del Jardín Botánico (Oct.91) la germinación en un 100 % puede anticiparse. Sin embargo, el mantenimiento en el frigorífico de semillas antes de ser inducidas a germinación en septiembre de 1991 dió resultados totalmente negativos.

La presencia de luz no parece un factor necesario para la germinación.

Las semillas de *S. losae* y *S. cuneata* que fueron almacenadas durante más de dos años

no mostraron un patrón claro de germinación a lo largo de los diferentes meses (véase la tabla 5.14), si comparamos los resultados con los obtenidos para semillas recolectadas el mismo año de la germinación (véase tabla 5.13). No obstante, en *S. cuneata* los porcentajes de germinación en cada mes son sensiblemente mayores.

Los resultados sobre varias especies de la tabla 5.15 son muy dispares, y no pueden ser comparables entre las distintas especies. En cualquier caso, las semillas que se embebieron el mismo año que se recolectaron muestran una germinación bastante elevada (40%–97%).

Por su parte, EUROLA (1972: 151) distinguió varios tipos de germinación para las saxífragas estudiadas por él: *S. cespitosa* L. ("germinadora rápida"), *S. hieraciifolia* Waldst. & Kit. ex Willd., *S. flagellaris* Willd., *S. oppositifolia* L. y *S. hirculus* L. ("germinadoras débiles", es decir entorno al 5%) y, *S. cernua* L. y *S. nivalis* L. (buenas germinadoras", es decir en proporciones superiores a 30%). Nosotros no hemos obtenido tan bajos niveles germinativos, por lo que no considerado que dicha clasificación.

## 5.5. CONCLUSIONES

De los resultados prelimares obtenidos podríamos inferir lo siguiente:

- 1 Las especies estudiadas muestran flores hermafroditas y una marcada protandria. Por el momento no se ha descubierto ninguna población que se desvíe de este patrón.
- 2 El polen analizado arroja una fertilidad estimada que fluctúa entre el 72% y el 95%, si exceptuamos el peculiar caso de *S. intricata* (32%).
- 3 El número medio de primordios seminales es diferente de unas especies a otras (entre 100 y 200 por flor en término

medio), así como dentro de cada especie e individuo.

**4** El cociente P/O (n° de granos de polen/ n° de primordios seminales) es indicativo de un sistema de reproducción autógamo facultativo.

**5** Tanto la polinización cruzada como la geitonogamia parecen tener lugar; asimismo, la apomixis no parece desempeñar ningún papel en la reproducción de las especies analizadas. Por tanto, la polinización predominante es cruzada y geitonogámica debido a la protandria de todas las especies estudiadas. Por otra parte, una polinización realizada manualmente con polen en exceso una vez al día es mucho menos efectiva que la obtenida por polinizadores naturales.

**6** A partir de los resultados obtenidos sobre la eficacia reproductiva de *S. losae* y *S. cuneata*, podemos deducir que los factores intrínsecos —tales como la potencialidad de la segunda especie a desarrollar más de un tallo florífero o a producir un número más elevado de primordios seminales— no son tan decisivos en su reproducción como los factores ambientales.

**7** La eficacia germinativa en *S. losae* y *S. cuneata* es similar y máxima (aproximadamente 100%) en los meses en los que se producen las primeras lluvias otoñales, manteniéndose dicho poder germinativo hasta la primavera. Asimismo, parece existir una cierta longevidad en la germinación de ambas especies —de al menos 2-3 años después de su recolección.

**8** Por último, debido a la estructura abierta de la flor y al tipo de recompensa ofrecida por la misma, los dípteros parecen candidatos a ser los más importantes vectores polinizantes, tal y como han comprobado algunos autores para ciertas especies de otras secciones.

## CAPITULO 6 HIBRIDACION EXPERIMENTAL

### Índice del capítulo

6.1. Antecedentes y objetivos	111
6.1.1. Estudios previos	111
6.1.2. Objetivos básicos	115
6.2. Materiales y métodos	115
6.3. Resultados	117
6.3.1. Obtención de las primeras generaciones ( $F_1$ )	118
6.3.2. Germinación de las primeras generaciones ( $F_1$ )	122
6.3.3. Obtención de las segundas generaciones ( $F_2$ )	123
6.3.4. Germinación de las segundas generaciones ( $F_2$ )	129
6.4. Discusión	130
6.4.1. Obtención de las primeras generaciones ( $F_1$ ) y su germinación	130
6.4.2. Obtención de las segundas generaciones ( $F_2$ ) y su germinación	132
6.5. Conclusiones	134

### 6.1 ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

#### 6.1.1. Estudios previos

En cuanto a estudios morfológicos se refiere, el trabajo recopilatorio más exhaustivo sobre híbridos naturales fue publicado por LUIZET (1931), autor que recogió todos los híbridos descritos hasta aquella fecha. Posteriormente, otros muchos autores han ido describiendo numerosos híbridos naturales.

En la tabla 7.1 se relacionan los híbridos descritos cuyos progenitores pertenecen a la serie *Ceratophyllae* (s.l.). En las tablas 7.2 y 7.3 se relacionan los híbridos descritos en los que solo uno de los progenitores pertenece a dicha serie.

Otros autores han publicado estudios de hibridación experimental para tratar de esclarecer relaciones de parentesco, basándose en el hoy muy cuestionado concepto biológico de especie; es decir, en la interfertilidad como criterio de coespecificidad. Entre ellos, caben destacarse los artículos publicados por diversos autores sobre *S. x potternensis* Marsden-Jones & Turrill (*S. granulata* L. x *S. rosacea* Moench), binomen sinónimo de *S.*

*freibergii* Ruppert. WHYTE (1930) fue quien primero publicó observaciones cariológicas y del desarrollo floral de *S. x potternensis* que posteriormente apenas fueron tomadas en cuenta debido a su escaso rigor científico (MARSDEN-JONES & TURRILL 1934; PHILP 1934). Más fidedignos fueron los datos aportados por MARSDEN-JONES & TURRILL (1930), quienes describieron los resultados de las hibridaciones de dichos progenitores hasta la obtención de la generación  $F_3$ . Posteriormente, PHILP (1934) describió, en un interesante artículo, el comportamiento citológico de *S. granulata* y *S. rosacea*, así como de sus generaciones híbridas  $F_1$  y  $F_2$ . A su vez, MARSDEN-JONES & TURRILL (1934) publicaron nuevos datos al conseguir todo tipo de cruzamientos artificiales hasta llegar a la generación  $F_3$ , y poder describir así las características morfológicas de los numerosos individuos obtenidos.

Nuevas hibridaciones con resultados positivos fueron ensayadas por MARSDEN-JONES & TURRILL (1955) entre *S. rosacea*, *S. cespitosa* L. y *S. hypnoides* L.

Asimismo, existen dos especies cuya presunta hibridogenia ha sido estudiada en profundidad. Tal es el caso del trabajo modélico publicado por KNABEN (1954) en relación al origen de una nueva especie (*S. osloensis* Knaben) por anfiploidía. KNABEN (l.c.) estudió el comportamiento cariológico de *S. osloensis*, así como la hibridación de sus supuestos progenitores, apoyado por los resultados de hibridación experimental de DRYGALSKY (1935).

Análogamente, BOCHER (1983) estudió la alotetraploidía de *S. nathorstii* (Dusén) Hayek (*S. aizoides* L. x *S. oppositifolia* L.).

Por último, cabe mencionarse el artículo de WEBB (1950) sobre el estudio morfológico de la hibridación natural de las especies de la antigua sección *Gymnopera* (= sección *Robertsonia*).

- S. x alejandrei*** P.Vargas [*S. cuneata* Willd. x *S. losae* Sennen] Anales Jard. Bot. Madrid 47(1): 282 (1990).
- S. x alloysii-villarii*** T.E.Díaz, Fern.Areces, Pérez Carro & F.Llamas [*S. canaliculata* Boiss. & Reuter x *S. pentadactylis* Lapeyr. subsp. *willkommiana* (Boiss. ex Willk.) Rivas Mart.] Anales Jard. Bot. Madrid 47(1): 75 (1990).
- S. x cadevallii*** Luizet & Soulié [*S. geranioides* L. x *S. vayredana* Luizet] Bull. Soc. Bot. Fr. 60: 414 (1913).
- S. x davidis-webbii*** P.Vargas [*S. moncayensis* D.A.Webb x *S. pentadactylis* Lapeyr. subsp. *willkommiana* (Boiss.) Rivas Mart.] Anales Jard. Bot. Madrid 44(2): 540 (1987).
- S. x faucicola*** T.E.Díaz, Fern.Areces & Pérez Carro [*S. canaliculata* Boiss. & Reuter ex Engler x *S. trifurcata* Schrader] Anales Jard. Bot. Madrid 47(1): 73 (1990).
- S. x fontquerii*** Pau [*S. canaliculata* Boiss. & Reuter ex Engler x *S. cuneata* Willd.] Bol. Soc. Esp. Hist. Nat. 24: 271 (1924).
- S. x ladanifera*** Lapeyr. [*S. pentadactylis* Lapeyr. subsp. *pentadactylis* x *S. geranioides* L.] Fig. Fl. Pyr.: 65 (1801) [= *S. lecomtei* Luizet & Soulié in Bull. Soc. Bot. Fr. 57: 597–598 (1910)].
- S. x montserratii*** T.E.Díaz, Fern.Areces & Pérez Carro [*S. babiana* T.E.Díaz & Fern.Prieto x *S. canaliculata* Boiss. & Reuter ex Engler] Anales Jard. Bot. Madrid 47(1): 67 (1990).
- S. x recoderi*** Fern.Areces, Villar & T.E.Díaz [*S. cuneata* Willd. x *S. fragilis* Schrank subsp. *fragilis*] Documents d'Ecologie Pyrénéenne 5: 201 (1988).
- S. x yvesii*** Neyraut & Verguin [*S. geranioides* L. x *S. intricata* Lapeyr.] Bull. Soc. Bot. Fr. 60: 374–375 (1913).

**Tabla 6.1** Híbridos descritos en los que ambos progenitores son táxones de la serie *Ceratophyllae* (s.l.).

- S. x aragonensis*** Luizet [*S. fragilis* Schrank subsp. *paniculata* (Pau) Muñoz Garmendia & P.Vargas x *S. moschata* Wulfen] Bull. Soc. Bot. Fr. 18:100–101 (1918).
- S. x baregensis*** Rouy & Camus ex Luizet, [*S. moschata* Wulfen x *S. intricata* Lapeyr.] Bull. Soc. Bot. Fr. 60: 373 (1913).
- S. x bubaniana*** Engl. & Irmscher [*S. pubescens* Pourret subsp. *pubescens* x *S. geranioides* L.] Pflanzenreich 67 & 69 (IV.117): 438 (1916–1919).
- S. x celtiberica*** Fuente, Sánchez-Mata & G.Navarro [*S. pentadactylis* Lapeyr. subsp. *willkommiana* (Boiss. ex Willk.) Rivas Mart. x *S. fragosoi* Sennen] Lagasalia 15: 260 (1988).
- S. x costei*** Luizet & Soulié [*S. geranioides* L. x *S. moschata* Wulfen] Bull. Soc. Bot. Fr. 58: 406–407 (1911).
- S. x cuatrecasasii*** Font Quer [*S. camposii* Boiss. & Reuter subsp. *camposii* x *S. erioblasta* Boiss. & Reuter] Cavanillesia 1: 36 (1928).
- S. x cuspidata*\*** Schleich ex Engl. [*S. hypnoides* L. x *S. geranioides* L.] Pflanzenreich 67 & 69 (IV.117): 355 (1916–1919).
- S. x leveillei*** Coste & Soulié [*S. geranioides* L. x *S. pubescens* Pourret subsp. *iratiana* (F.W.Schultz) Engl. & Irmscher] Bull. Soc. Bot. Fr. 62: 150 (1915).
- S. x liebanensis*** Luizet & Soulié [*S. canaliculata* Boiss. & Reuter ex Engl. x *S. moschata* Wulfen] Bull. Soc. Bot. Fr. 64: 109 (1917).
- S. x litardieri*** Luizet [? *S. rigoi* Porta x *S. camposii* subsp. *leptophylla* (Willk.) D.A.Webb] Bull. Soc. Bot. France 24: 680–681 (1924).
- S. x manginii*** Luizet & Soulié [*S. moschata* Wulfen x *S. geranioides* L.] Bull. Soc. Bot. Fr. 58: 407–408 (1911).
- S. x martyi*** Luizet & Soulié [*S. pentadactylis* Lapeyr. subsp. *pentadactylis* x *S. moschata* Wulfen] Bull. Soc. Bot. Fr. 58: 411–412 (1911).
- S. x muscoidi-exarata*** Miégeville [*S. intricata* Lapeyr. x *S. moschata* Wulfen] Bull. Soc. Bot. Fr. 12: 21 (1865).
- S. x obscura*** Gren. & Godron ex Luizet [*S. geranioides* L. x *S. pubescens* Pourret subsp. *pubescens*] Bull. Soc. Bot. Fr. 59: 151 (1912).
- S. x prieti*** T.E.Díaz, Fern.Areces & Pérez Carro [*S. cuneata* Willd. x *S. moschata* Wulfen] Anales Jard. Bot. Madrid 47(1): 80 (1990).
- S. x pseudocontinentalis*** T.E.Díaz & Fern.Areces & Pérez Carro [*S. canaliculata* Boiss. & Reuter ex Engler x *S. fragosoi* Sennen] Anales Jard. Bot. Madrid 47(1): 75 (1990).

**Tabla 6.2** Híbridos descritos cuyos progenitores pertenecen a distintas series de la subsección *Triplinervium*, siendo una de ellas la serie *Ceratophyllae* (s.l.) [\*: híbrido no natural].

- S. x rivasmartinezii*** T.E.Díaz, Fern.Areces & Pérez Carro [*S. moschata* Wulfen x *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* (Boiss. ex Willk.) Rivas Mart.] Anales Jard. Bot. Madrid 47(1): 67 (1990).
- S. x sauvageio*** Luizet [*S. intricata* Lapeyr. x *S. pubescens* Pourret subsp. *iratiana* (F.W.Schultz) Engl. & Irmischer] in Guétrot, Plantes Hybrides de France V–VII: 266 (1931).
- S. x schraderi*\*** Sternb. [*S. hypnoides* L. x *S. trifurcata* Schrader] Revis. Saxifr. Suppl. 1: 11 (1822).
- S. x somedana*** Fern.Prieto & T.E.Díaz [*S. babiana* T.E.Díaz & J.A.Fern.Prieto x *S. fragosoi* Sennen] Anales Jard. Bot. Madrid 39(2): 255 (1983)
- S. x souliei*** Coste [*S. hypnoides* L. x *S. prostii* Sternb.] Bull. Soc. Bot. Fr. 52: 396–397 (1905).
- S. x sudrei*** Luizet & Soulié [*S. intricata* Lapeyr. x *S. moschata* Wulfen] Bull. Soc. Bot. Fr. 60: 373 (1913).
- S. x urbionica*** Losa [*S. cuneata* Willd. x *S. fragosoi* Sennen] Collect. Bot. (Barcelona) 2(3): 298 (1950).
- S. x verguinii*** Luizet & Soulié [*S. pentadactylis* Lapeyr. subsp. *pentadactylis* x *S. pubescens* Pourret subsp. *pubescens*] Bull. Soc. Bot. Fr. 59: 153 (1912).
- S. x vetteri*** Burnat & Luizet [*S. pedemontana* All. x *S. exarata* Vill.] Flore des Alpes Maritimes 3: 251 (1899).
- S. x wilczekii*** Verguin & Neyraud [*S. intricata* Lapeyr. x *S. pubescens* Pourret subsp. *iratiana* (F.W.Schultz) Engl. & Irmischer] Bull. Soc. Bot. Fr. 62: 150 (1915).
- S. x ?***, inédito [*S. praetermissa* D.A.Webb x *S. canaliculata* Boiss. & Reuter ex Engl.]

**Tabla 6.2** (continuación) Híbridos descritos cuyos progenitores pertenecen a distintas series de la subsección *Triplinervium*, siendo una de ellas la serie *Ceratophyllae* (s.l.) [\*: híbrido no natural].

- S. x conradie*** Prudhomme [*S. corsica* (Ser.) Gren. & Godron subsp. *corsica* x *S. cervicornis* Viv.] Candollea 43: 401 (1988).
- S. x prudhommei*** Aubin [*S. intricata* Lapeyr. x *S. granulata* L.] Bull. Soc. Linn. Lyon 56(1): 15 (1987).

**Tabla 6.3** Híbridos descritos de progenitores pertenecientes a distintas subsecciones del género *Saxifraga*, uno de los cuales pertenece a la serie *Ceratophyllae* (s.l.). [\*: híbrido no natural].



***Trisaxifraga x camusio*** Luizet & Soulié [*S. geranioides* L. x *S. moschata* Wulfen x *S. pentadactylis* Lapeyr. subsp. *pentadactylis*] in Guétrot, Plantes Hybrides de France V–VII: 285 (1931).

***Trisaxifraga x miscellanea*** Luizet & Soulié [*S. geranioides* L. x *S. moschata* Wulfen x *S. pentadactylis* subsp. *pentadactylis*] Bull. Soc. Bot. Fr. 59: 112–113 (1913).

***Trisaxifraga x guetrotio*** Luizet & Soulié [*S. geranioides* x *S. pubescens* x *S. pentadactylis*] in Guétrot, Plantes Hybrides de France V–VII: 285 (1931).

**Tabla 6.4** Híbridos descritos con tres supuestos progenitores (según LUIZET 1931), alguno de ellos perteneciente a la serie *Ceratophyllae* (s.l.).

No obstante, no se conoce ningún estudio experimental sobre la hibridación de un grupo natural completo de especies del género *Saxifraga*. Por ello, hemos intentado comparar nuestros datos con los resultados obtenidos por WELLS (1979) para 9 táxones de otro género de saxifragáceas (*Heuchera*). Dicha autora analizó las relaciones filogenéticas de los táxones mencionados basándose en datos obtenidos de la hibridación experimental.

### 6.1.2. Objetivos básicos

El número de híbridos naturales descritos es muy elevado pues, según parece, existen escasas barreras precigóticas entre especies de la misma sección. Sin embargo, son muy pocos los casos de introgresión localizados en el campo, por lo que se hace necesario realizar algún tipo de ensayo de hibridación experimental que permita examinar si existen de barreras post-zigóticas.

Nuestro objetivo básico ha sido obtener alguna información acerca de las relaciones filogenéticas entre distintos táxones de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) por medio de la hibridación experimental, principalmente entre las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.str.) y las de la serie *Pentadactylis*. Asimismo, quisimos averiguar por qué no se produce introgresión en la mayor parte de los frecuentes casos de hibridación natural. Por otra parte, quisimos reproducir un modelo que explicase –al

menos parcialmente– el caso del proceso de aislamiento genético y especiación que parece ocurrir en *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* de la Sierra de Gredos.

## 6.2. MATERIALES Y METODOS

A continuación indicamos el material empleado en el presente capítulo. En lo sucesivo utilizaremos el número de referencia del cuaderno de campo -propio o de otros botánicos- para referirnos a la localidad de procedencia del material.

### ***S. babiana***

LEON: La Babia, Truébano, 29TQH4559, 1200 m, 15–IV–1992, leg. P.Vargas 2959PV.

### ***S. biternata***

MALAGA: Torcal de Antequera, 30SUK6492, 10–XI–1987, leg. Luceño & Vargas.

### ***S. camposii* subsp. *camposii***

JAEN: Sierra de Mágina, pista del Cortijo de de los Prados, 30SVG5676, 1400m, fisuras de calizas, marzo–1991, leg. Guzmán, Luceño & Vargas 2881PV.

### ***S. camposii* subsp. *leptophylla***

ALBACETE: Calar del río Mundo, nacimiento del río Mundo, 30SWH45, 1100 m, 31–III–1988, leg. Guzmán, Luceño 58ML88 & P.Vargas.

### ***S. canaliculata***

CANTABRIA: Hermandaz de Campoo de Suso, Serna, monte Triquineja, 30TVN0165, 1000 m, 11–VI–1988, fisuras

de calizas, leg. Aedo, Luceño & Vargas 2513PV.

***S. cuneata***

PALENCIA: Grijera, 30TUN9841, 900 m, en fisuras de calizas, 11-VI-1988, Aedo, Luceño & Vargas 2514PV. SORIA: cañón del río Lobos, 30TVM9423, 16-V-1991, leg. Vargas 2893PV. LA RIOJA: Montenegro de Cameros, vertiente norte del puerto de Santa Inés, 30TWM1857, 1500 m, 16-V-1991, leg. Vargas 2894PV.

***S. fragilis* subsp. *paniculata***

TERUEL: Sierra de Albarracín, Albarracín, 30TXK3274, 1100 m, en fisuras de roquedos calizos, 8-IV-1993, Vargas 3146PV, MA.

***S. losae***

LA RIOJA: Brieve de Cameros, 30TWM2067, 1300 m, fisuras de roquedos calizos, leg. P. Vargas 3169PV.

***S. moncayensis***

GUADALAJARA: Pelegrina, cañón del río Dulce, 30TWK3241, 900 m, fisuras de roquedos calizos, 13-V-1991, leg. Luceño & Vargas 2882PV; La Cabrera, barranco del río Dulce, 30TWK34, 900 m, fisuras de roquedos calizos, 12-IV-1993, leg. P. Vargas 3149PV. TERUEL: Sierra de Cucalón, sobre Bea, 30TVL5645, 1200 m, 27-V-1991, leg. Luceño & Vargas 2898PV.

***S. pentadactylis* subsp. *almanzorii***

AVILA: Hoyos del Espino, La Plataforma, 30TUK1060, 1800 m, 5-VI-1991, leg. Luceño, Rosselló & Vargas 2941PV.

***S. pentadactylis* subsp. *willkommiana***

MADRID: Sierra de Guadarrama, laguna de Peñalara, 30TVL1921, 9-VI-1991, leg. Luceño & Vargas 2946PV.

***S. vayredana***

BARCELONA: Sierra de Montseny, pista que une las carreteras del Turó de l'Home y Sta. Fe, 31TDG5323, 1000 m, en fisuras de esquistos, 28-V-1991, Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2895PV, MA; Sierra de Montseny, base de "les Agudes", exposición E, 31TDG5425, 1100 m, 28-V-1991, leg. Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas 2897PV.

Todas las hibridaciones artificiales se efectuaron en el invernadero de investigación del Jardín Botánico de Madrid a partir de ejemplares de diferentes especies recogidos en el campo y cultivados en tiestos. La mayor parte de las hibridaciones se efectuaron durante la primavera de 1991, aunque se completaron en la primavera de 1993. La elección de los táxones e individuos utilizados, así como el número de flores cruzadas dependieron del momento de la floración de cada ejemplar.

Los táxones elegidos pertenecían a una misma o diferente serie, tal y como se indica en las tablas 6.5 y 6.6. E incluso utilizamos *S. biternata* —especie de otra subsección (*Saxifraga*) para ser hibridada con alguna especie de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) —en concreto *S. camposii* subsp. *leptophylla*—, y obtener así otro punto de referencia.

Al principio procedimos a embolsar cada flor a hibridar con una malla de nylon con poros de aproximadamente 0,2 mm de diámetro. El alto número de flores que se quebraron por el pedicelo nos hizo desistir en este método, por lo cual pasamos a embolsar toda la inflorescencia. Nuevamente tuvimos grandes problemas en mantener el tallo florífero durante la manipulación de las flores, especialmente cuando la inflorescencia estaba totalmente madura.

Por todo ello, procedimos a un método menos ortodoxo, pero más viable. Hibridamos flores previamente emasculadas, pero que no fueron encapsuladas. Se realizó la polinización artificial también en dirección contraria con otros ejemplares de las mismas localidades, para obtener así las hibridaciones recíprocas. Tanto si los estigmas estaban receptivos como si no, fuimos retirando continuamente todas las anteras de todas las flores del ejemplar receptor de polen, e incluso se arrancaron flores no necesarias que pudieran interferir en las hibridaciones. Además, para asegurarnos de que no hubiese polen no deseado en el medio, los emasculamientos

se produjeron diariamente por la mañana y por la tarde.

El método utilizado para polinizar manualmente fue arrancar con unas pinzas toda la antera eclosionada del ejemplar donador de polen, frotarla contra el estigma y dejarla depositada sobre el mismo. Las pinzas se limpiaron cada vez que procedíamos a una nueva hibridación.

A pesar de que no se observaron insectos polinizadores en el sistema cerrado que constituye el invernadero, colocamos la especie autocompatible más vistosa del género (*S. bitermata*) sin emascular para comprobar si pudiera existir algún tipo de vector polinizante no controlado, dando resultados totalmente negativos (véase el apartado 5.3. del capítulo 5).

Para la germinación de semillas de primera y segunda generaciones, se colocaron semillas de varias cápsulas de cada cruzamiento en placas Petri y sobre papel Whatman, las embibimos en agua destilada y las mantuvimos a las temperaturas del mes de noviembre en exterior del Jardín Botánico de Madrid. Es decir, dichas semillas se expusieron a las temperaturas y fotoperiodos indicados en la tabla 5.2.

El control del porcentaje de germinación fue efectuado a las 4 semanas, y se consideró un resultado positivo de germinación cuando la testa de la semilla aparecía quebrada y asomaba ligeramente la raicilla.

Las semillas germinadas fueron trasladadas a tiestos con tierra mezclada de mantillo y arena hasta que alcanzaron el estado adulto. Una vez en los tiestos se mantuvieron en el invernadero de investigación.

Por otra parte, se utilizó el método descrito por ALEXANDER (1980) para estimar el polen viable (véase el apartado 5.2.3).

Al obtener cantidades mayores a 2000–3000 granos de polen por antera, nos decidimos a diluir muestras para economizar

tiempo. Sin embargo, abandonamos la idea por no obtener resultados fidedignos extrapolables. Por tanto, el trabajo a realizar era tan cuantioso que decidimos recontar una sola antera de cualquier flor de cada individuo híbrido, para obtener así una estimación aproximada de la viabilidad de sus granos de polen.

### 6.3. RESULTADOS

En primer lugar, debemos indicar que no observamos indicio de cruzamientos indeseados por descontrol en la polinización. No solamente no obtuvimos ninguna semilla en la especie control (*S. bitermata*), sino que, además todos los individuos obtenidos presentaban caracteres intermedios entre ambos progenitores.

Sin embargo, la morfología de los híbridos obtenidos no ha podido ser comparada con el material de origen híbrido del que se valió Luizet para describir sus numerosos mestos, pues su herbario –depositado en Berlín (B)– se destruyó en la II Guerra Mundial. Por ello, tampoco hemos podido considerar la validez de los táxones denominados "Trisaxifaga" por Luizet, nombre que hace referencia al supuesto origen híbrido de ciertas plantas en el que estarían involucrados 3 progenitores.

Tras dos primaveras de intensas hibridaciones artificiales, hemos conseguido un total de 12 mestos. Ninguno de ellos ha sido encontrado hasta el presente en la naturaleza.

Debido a la dificultad cariológica del género, nosotros no hemos analizado el tipo de apareamientos meióticos de las generaciones  $F_1$  obtenidas.

Por el contrario, hemos realizado un seguimiento de las generaciones híbridas conseguidas en distintos momentos de su desarrollo, para obtener la máxima información sobre su viabilidad.

Seguidamente numeramos los criterios considerados para evaluar la viabilidad de los híbridos:

- 1) Porcentaje de semillas formadas en el progenitor que ha actuado como receptor de polen. Los resultados han sido comparados con el éxito en la formación de semillas de algunos táxones polinizados artificialmente.
- 2) Porcentaje de semillas germinadas de la generación  $F_1$ .
- 3) Vigor y porcentaje de plantas adultas de la generación  $F_1$  conseguidas después de 1 año (índice de supervivencia).
- 4) Porcentaje de polen viable en los individuos adultos formados de la generación  $F_1$ .
- 5) Porcentaje de semillas formadas de la generación  $F_2$  por autogamia (geitonogamia). Los resultados han sido comparados con los obtenidos en la formación de semillas de la generación  $F_1$ , así como con los conseguidos para algunos táxones polinizados  $F_2$  artificialmente.
- 6) Porcentaje de semillas germinadas de la generación  $F_2$ .

A continuación mostramos los resultados correspondientes a cada uno de estos criterios:

### 6.3.1. Obtención de las primeras generaciones ( $F_1$ )

En las tablas 6.5 y 6.6 se muestran los datos que se desprenden de la obtención de la primera generación ( $F_1$ ), es decir el número de cápsulas conseguidas y el porcentaje de semillas en relación al número de primordios seminales por cápsula. A lo largo de la presente memoria doctoral, al indicar cualquier cruzamiento colocamos en primer lugar la especie receptora de polen y después del símbolo "x" la especie donadora de polen.

Somos conscientes de que los datos expuestos en las tablas 6.5 y 6.6 son indicativos y comparativos en cierta medida, pues no se efectuaron todos los cruzamientos posibles, el número de flores utilizadas fue muy diferente según la disponibilidad de las mismas en cada cruzamiento, y además en algunos casos no fueron contabilizadas todas las flores que se polinizaron.

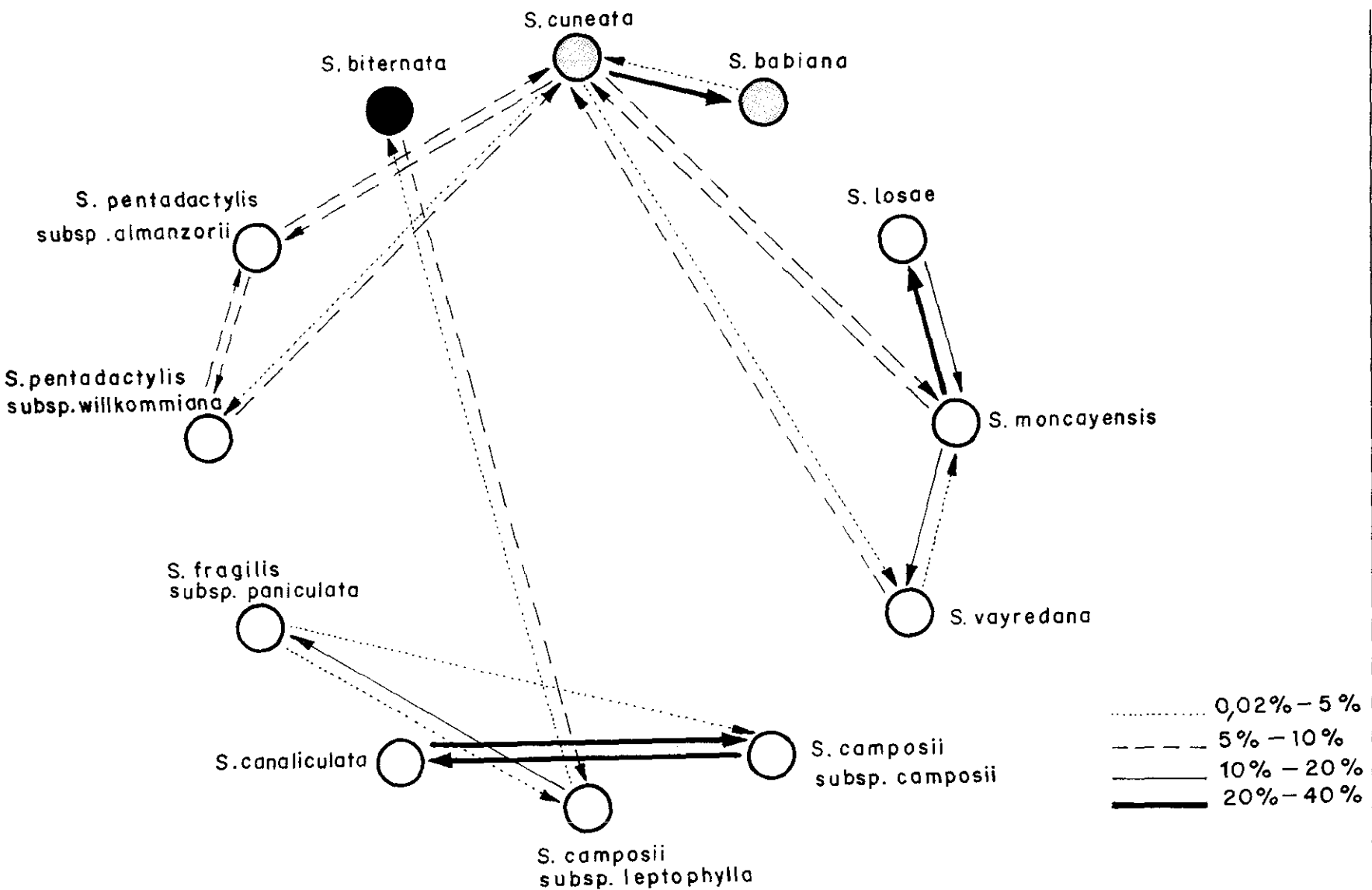
En la figura 6.1 se muestra un esquema de los cruzamientos ensayados y su capacidad de formar semillas ("crossability") expresada como porcentaje de semillas formadas en relación al número de primordios seminales de las cápsulas obtenidas.

Táxones hibridados (Individuos utilizados de cada taxon)	n° de cápsulas obtenidas con alguna semilla (n° flores polinizadas)	t medio de semillas por cápsula
<b>CRUZAMIENTOS DE TAXONES DE MISMA SERIE</b>	—	$\bar{x} = 13,1$
<i>S. babiana</i> 2959PV x <i>S. cuneata</i> 2514PV (1 ind. x 1 ind.)	9 (34)	4,8
<i>S. cuneata</i> 2514PV x <i>S. babiana</i> 2959PV (1 ind. x 1 ind.)	13 (18)	36,1
<i>S. losae</i> 3169PV x <i>S. moncayensis</i> 3149PV (1 ind. x 1 ind.)	14 (19)	28,6
<i>S. moncayensis</i> 3149PV x <i>S. losae</i> 3169PV (1 ind. x 1 ind.)	15 (25)	14
<i>S. fragilis</i> subsp. <i>paniculata</i> 3146PV x <i>S. camposii</i> subsp. <i>leptophylla</i> 5888ML (2 ind. x 1 ind.)	4 (12)	17
<i>S. camposii</i> subsp. <i>leptophylla</i> 5888ML x <i>S. fragilis</i> subsp. <i>paniculata</i> 3146PV (1 ind. x 2 ind.)	3 (12)	3,8
<i>S. camposii</i> subsp. <i>camposii</i> 2881PV x <i>S. fragilis</i> subsp. <i>paniculata</i> 3146PV (1 ind. x 2 ind.)	1 (3)	0,02
<i>S. vayredana</i> 2895PV x <i>S. moncayensis</i> 3149PV (1 ind. x 1 ind.)	18 (29)	13,7
<i>S. moncayensis</i> 3149PV x <i>S. vayredana</i> 2895PV (1 ind. x 1 ind.)	12 (30)	2,8
<i>S. camposii</i> subsp. <i>camposii</i> 2881PV x <i>S. canaliculata</i> 2513PV (1 ind. x 1 ind.)	8 (?)	21
<i>S. canaliculata</i> 2513PV x <i>S. camposii</i> subsp. <i>camposii</i> 2881PV (1 ind. x 1 ind.)	4 (?)	28,9
<i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>almanzoriii</i> 2941PV x <i>S.</i> <i>pentadactylis</i> subsp. <i>willkommiana</i> 2946PV (4 ind. x 4 ind.)	49 (?)	8,7
<i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>willkommiana</i> 2946PV x <i>S.</i> <i>pentadactylis</i> subsp. <i>almanzoriii</i> 2941PV (4 ind. x 4 ind.)	55 (?)	9

**Tabla 6.5** Primera generación (F<sub>1</sub>) de táxones de la misma serie hibridados. Porcentaje de semillas formadas= n° de semillas totales / n° de primordios seminales totales de las flores fecundadas x 100.

Táxones hibridados (Individuos utilizados de cada taxon)	n° de cápsulas obtenidas con alguna semilla (n° flores polinizadas)	% de semillas formadas por cápsula
<b>CRUZAMIENTOS DE TAXONES DE DISTINTA SERIE</b>		$\bar{x} = 6,2$
<i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>almanzorii</i> 2941PV x <i>S. cuneata</i> 2894PV (2 ind. x 2 ind.)	20 (?)	5
<i>S. cuneata</i> 2894PV x <i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>almanzorii</i> 2941PV (1 ind. x 1 ind.)	8 (?)	5,9
<i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>willkommiana</i> 2946PV x <i>S. cuneata</i> 2894PV (1 ind. x 1 ind.)	6 (?)	2,9
<i>S. cuneata</i> 2894PV x <i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>willkommiana</i> 2946PV (1 ind. x 1 ind.)	5 (?)	8,5
<i>S. cuneata</i> 2893PV x <i>S. moncayensis</i> 2882PV (1 ind. x 1 ind.)	11 (?)	9,6
<i>S. moncayensis</i> 2898PV x <i>S. cuneata</i> 2894PV y <i>S. moncayensis</i> 2882PV x <i>S. cuneata</i> 2893PV (1 ind. x 1 ind. de cada cruzamiento)	13 (?)	8,8
<i>S. cuneata</i> 2894PV x <i>S. vayredana</i> 2897PV (1 ind. x 1 ind.)	5 (?)	6,7
<i>S. vayredana</i> 2895PV x <i>S. cuneata</i> 2894PV (1 ind. x 1 ind.)	5 (?)	2,7
<b>CRUZAMIENTOS DE TAXONES DE DISTINTA SUBSECCION</b>		$\bar{x} = 4,5$
<i>S. biternata</i> 2580PV x <i>S. camposii</i> subsp. <i>leptophylla</i> 5888ML (1 ind. x 1 ind.)	1 (9)	1
<i>S. camposii</i> subsp. <i>leptophylla</i> 5888ML x <i>S. biternata</i> 2508PV (1 ind. x 1 ind.)	4 (9)	8,1

**Tabla 6.6** Primera generación (F<sub>1</sub>) de táxones de distinta serie o subsección. Porcentaje de semillas formadas= n° de semillas totales / n° de primordios seminales totales de las flores fecundadas x 100.



**Figura 6.1** Capacidad de cruzamiento ("crossability") de los táxones estudiados expresada en porcentaje de semillas totales formadas en relación al número de primordios seminales totales de las cápsulas obtenidas. (● taxon de la subsección *Saxifraga*, ○ taxon de la serie *Pentadactylis* (s.str.), y ○ taxon de la serie *Pentadactylis*).

### 6.3.2. Germinación de las primeras generaciones (F<sub>1</sub>)

En la tabla 6.7 se muestran los resultados porcentuales de la germinación de semillas de la primera generación (F<sub>1</sub>) y cuáles llegaron a estado adulto, es decir, aquellas totalmente desarrolladas cuando la población comenzó a florecer.

Se indujo la germinación de todas las semillas el día 8-XI-1991 a la temperatura del exterior del Jardín Botánico de Madrid, y fueron floreciendo los individuos de las diferentes descendencias a partir enero de 1993 de una forma secuencial.

Por otra parte, todos los individuos de todos los cruzamientos obtenidos mostraron un evidente vigor híbrido –si lo comparamos con los individuos de varias especies puras que se sembraron al mismo tiempo–. No obstante, los individuos obtenidos por cruzamiento entre *S. pen. subsp. wil.* y *S. pen. subsp. alm.* fueron de aspecto similar al de las especies puras cultivadas a partir de semilla.

Es de interés señalar que el porcentaje de plantas adultas conseguidas ("índice de supervivencia") de las especies puras –tras un año desde su germinación a partir de semilla– alcanzó unos valores superiores al 50% (entre 54% y 100%). En la tabla 6.7 se reflejan los datos obtenidos a partir de la germinación de las semillas de las primeras generaciones (F<sub>1</sub>).

Cruzamientos realizados	nº semillas puestas a germinar	porcentaje de germinación	porcentaje de plantas adultas después de un año
<i>S. pen. subsp. alm.</i> x <i>S. pen. subsp. will.</i>	298	29%	5%
<i>S. pen. subsp. will.</i> x <i>S. pen. subsp. alm.</i>	438	77%	6%
<i>S. pen. subsp. alm.</i> x <i>S. cun.</i>	199	35%	8%
<i>S. cun.</i> x <i>S. pen. subsp. alm.</i>	48	77%	23%
<i>S. pen. subsp. will.</i> x <i>S. cun.</i>	27	74%	44%
<i>S. cun.</i> x <i>S. pen. subsp. will.</i>	58	47%	24%
<i>S. cun.</i> x <i>S. mon.</i>	43	65%	51%
<i>S. mon.</i> x <i>S. cun.</i>	109	90%	72%
<i>S. cun.</i> x <i>S. vay.</i>	47	51%	40%
<i>S. vay.</i> x <i>S. cun.</i>	12	67%	33%
<i>S. cam. subsp. cam.</i> x <i>S. can.</i>	107	88%	60%
<i>S. can.</i> x <i>S. cam. subsp. cam.</i>	107	70%	54%
<i>S. cam. subsp. lep.</i> x <i>S. bit.</i>	39	100%	59%

**Tabla 6.7** Porcentajes de semillas germinadas y de plantas adultas de primera generación (F<sub>1</sub>) conseguidas a partir de los cruzamientos indicados en las tablas 6.5 y 6.6. Los porcentajes de plantas adultas conseguidas ("índice de supervivencia") se hallaron en relación con el número de semillas puestas a germinar.



### 6.3.3. Obtención de las segundas generaciones ( $F_2$ )

Siguiendo la metodología de numerosos autores en cuanto a hibridación se refiere (GRANT 1971), hemos calculado principalmente dos parámetros para conocer la viabilidad de las descendencias de primera generación ( $F_1$ ), es decir, el porcentaje de polen viable y el porcentaje de semillas formadas de la generación  $F_2$  por autogamia (geitonogamia).

La floración de los individuos de la primera generación ( $F_1$ ) se produjo de 14 a 20 meses después del proceso de fecundación de sus respectivos progenitores, tal y como indicamos a continuación:

Enero 1993:  $F_1$  de *S. mon.* x *S. cun.* y *S. cun.* x *S. mon.*

Febrero 1993:  $F_1$  de *S. cun.* x *S. pen.* subsp. *will.*, *S. pen.* subsp. *will.* x *S. cun.*, *S. cun.* x *S. pen.* subsp. *alm.*, *S. cun.* x *S. vay.* y *S. vay.* x *S. cun.*

Marzo de 1993:  $F_1$  de *S. pen.* subsp. *alm.* x *S. pen.* subsp. *will.* y *S. pen.* subsp. *alm.* x *S. cun.*

Abril de 1993:  $F_1$  de *S. cam.* subsp. *cam.* x *S. can.* y *S. pen.* subsp. *will.* x *S. pen.* subsp. *alm.* y *S. pen.* subsp. *alm.* x *S. pen.* subsp. *will.*

Mayo de 1993:  $F_1$  de *S. can.* x *S. cam.* subsp. *cam.*

Junio de 1993:  $F_1$  de *S. cam.* subsp. *lep.* x *S. bit.* y *S. bit.* x *S. cam.* subsp. *lep.*

Seguidamente mostramos en las tablas 6.8, 6.9, 6.10 y 6.11 los datos de viabilidad de la primera generación ( $F_1$ ) obtenida a partir de cruzamientos efectuados entre táxones de la misma serie. En las tablas 6.12, 6.13, 6.14, 6.15, 6.16, 6.17, 6.18, 6.19 indicamos los resultados para los individuos de la  $F_1$  que obtuvimos a partir de cruzamientos de táxones de distinta serie. En todos los casos se indica el porcentaje de polen fértil, tipo de cruzamiento ensayado -autógamo, alógamo entre individuos de la misma progenie o retrocruzamientos-, número de flores polinizadas y número de cápsulas con semillas de cada individuo. Por otro lado, nos encontramos en espera de la floración de los individuos de la generación  $F_1$  de algunos cruzamientos de táxones de la misma serie, por lo que no se ha podido realizar un seguimiento completo de todos los híbridos  $F_1$  obtenidos.

No hemos obtenido prácticamente semillas de los cruzamientos efectuados, a excepción de *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* x *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* y de *S. cuneata* x *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana*, así como de sus respectivos cruzamientos recíprocos.

Individuo	% polen fértil	tipo de cruzamiento	nº de flores polinizadas	nº cápsulas con semillas
1	0	Autogamia	4	0
2	5,1	Autogamia	8	0
3	0	Autogamia	25	0
4	0	Autogamia	9	0
5	0	Autogamia	2	0
6	0	Autogamia	13	0
7	0	Autogamia	2	0
8	2,5	Autogamia	12	0
9	0	Autogamia	2	0
10	0	Autogamia	6	0
11	0	Autogamia	6	0
12	0	Autogamia	5	0
13	0	Autogamia	11	0

**Tabla 6.8** Obtención de la generación F<sub>2</sub> del cruzamiento *S. camposii* subsp. *camposii* (2881PV) x *S. canaliculata* (2513PV).

Individuo	% polen fértil	tipo de cruzamiento	nº de flores polinizadas	nº cápsulas con semillas
1	0	Autogamia	24	0
2	0,5	Autogamia	8	0
3	0	Autogamia	16	0
4	0	Autogamia	1	0
5	0	Autogamia	13	0
6	0	Autogamia	6	0
7	1	Autogamia	28	0
8	1,5	Autogamia	8	0
9	0	Autogamia	12	0
10	0	Autogamia	12	0
11	1	Autogamia	5	0
12	0	Autogamia	1	0

**Tabla 6.9** Obtención de la generación F<sub>2</sub> del cruzamiento *S. canaliculata* (2513PV) x *S. camposii* subsp. *camposii* (2881PV).

Individuo	% polen fértil	tipo de cruzamiento	nº de flores polinizadas	nº cápsulas con semillas
1	62,3	Autogamia Cruce por ind. 5 Cruce por ind. 3 Cruce por ind. 6 Retrocruzamiento x <i>S.pen</i> subsp.al Cruce por ind. recíproco 1	9 2 2 1 1 2	4 (4,5%) 0 0 1 (9,2%) 1 (5,5%) 2 (17,6%)
2	52,6	Autogamia Cruce por ind. 3	2 3	0 0
3	74,5	Autogamia Cruce por ind. 3 Cruce por ind. 5 Cruce por ind. 1	3 2 2 1	2 (5%) 0 2 (6,6%) 1 (19%)
4	52,7	Autogamia Cruce por ind. 3	2 1	0 0
5	72	Retrocruzamiento x <i>S.pen</i> subsp.al Cruce por ind. 1	3 1	3 (7,7%) 0
6	77,5	—	—	—

**Tabla 6.10** Obtención de la generación F<sub>2</sub> y retrocruzamientos de individuos de la generación F<sub>1</sub> procedentes del cruzamiento *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* (2941PV) x *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* (2946PV). Entre paréntesis ( ) se indica el porcentaje de semillas producidas por las flores fecundadas en relación al número de primordios seminales.

Individuo	% polen fértil	tipo de cruzamiento	nº de flores polinizadas	nº cápsulas con semillas
1	51,5	Autogamia Cruce por ind. 4 Cruce por ind. 5 Cruce por ind. 6 Retrocruzamiento x <i>S.pen</i> subsp. alm.	5 1 3 1 1	0 0 0 1 (2,7%) 0
2	53	Autogamia Cruce por ind. 6 Cruce por ind. recíproco 4 Cruce por ind. recíproco 6	2 1 1 1	1 (2,9%) 0 0 1 (2,7%)
3	82,5	Cruce por ind.1	2	0
4	61,5	Autogamia Retrocruzamiento x <i>S. pen.</i> subsp. alm. Cruce por ind. 1 Cruce por ind. 2	1 2 1 1	0 0 0 0
5	40,3	Autogamia Cruce por ind. 1 Cruce por ind. 3 Cruce por ind. 6 Cruce por ind. recíproco 4	5 3 4 1 2	2 (2,6%) 0 2 (16,4%) 0 0
6	20,2	—	—	—

**Tabla 6.11** Obtención de la generación F<sub>2</sub> y retrocruzamientos de individuos de la generación F<sub>1</sub> procedentes del cruzamiento *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* (2946PV) x *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* (2941PV). Entre paréntesis ( ) se indica el porcentaje de semillas producidas por las flores fecundadas en relación al número de primordios seminales.

Individuo	% polen fértil	tipo de cruzamiento	nº de flores polinizadas	nº cápsulas con semillas
1	0	Autogamia	6	0
2	0	Autogamia	7	0

**Tabla 6.12** Obtención de la generación F<sub>2</sub> del cruzamiento *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* (2941PV) x *S. cuneata* (2894PV).

Individuo	% polen fértil	tipo de cruzamiento	nº de flores polinizadas	nº cápsulas con semillas
1	0	Autogamia Cruce por ind.2	9 2	0 0
2	2	Autogamia	13	0

**Tabla 6.13** Obtención de la generación F<sub>2</sub> del cruzamiento *S. cuneata* (2894PV) x *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* (2941PV).

Individuo	% polen fértil	tipo de cruzamiento	nº de flores polinizadas	nº cápsulas con semillas
1	47,5	Autogamia	2	1 (9,5%)
2	0,4	Autogamia	18	0
3	0,5	Autogamia	4	0

**Tabla 6.14** Obtención de la generación F<sub>2</sub> del cruzamiento *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* (2946PV) x *S. cuneata* (2894PV).

Individuo	% polen fértil	tipo de cruzamiento	nº de flores polinizadas	nº cápsulas con semillas
1	21	Autogamia Cruce por ind.5	5 5	0 0
2	9,5	Autogamia	5	0
3	2	Autogamia	14	0
4	33	Autogamia	16	1 (7,3%)
5	0	Autogamia Cruzamiento por ind.5	4 5	0 0
6	1	Autogamia	4	0
7	0	Autogamia	5	0

**Tabla 6.15** Obtención de la generación  $F_2$  del cruzamiento de *S. cuneata* (2894PV) x *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* (2946PV). Entre paréntesis ( ) se indica el porcentaje de semillas producidas por las flores fecundadas en relación al número de primordios seminales.

Individuo	% polen fértil	tipo de cruzamiento	nº de flores polinizadas	nº cápsulas con semillas
1	1	Autogamia	5	0
2	0	Retrocruzamiento x <i>S. cuneata</i> Retrocruzamiento x <i>S. moncayensis</i>	5 3	0 0
3	0	Retrocruzamiento x <i>S. cuneata</i> Retrocruzamiento x <i>S. moncayensis</i>	6 4	0 0
4	0	Autogamia Retrocruzamiento x <i>S. moncayensis</i> Retrocruzamiento x <i>S. cuneata</i>	3 3 5	0 0 0
5	0	Retrocruzamiento x <i>S. cuneata</i>	4	0
6	0	Retrocruzamiento x <i>S. moncayensis</i> Retrocruzamiento x <i>S. cuneata</i>	3 2	0 0
7	1	Autogamia	5	0

**Tabla 6.16** Obtención de la generación  $F_2$  y retrocruzamientos de individuos de la generación  $F_1$  procedentes del cruzamiento *S. cuneata* (2893PV) x *S. moncayensis* (2882PV).

Individuo	% polen fértil	tipo de cruzamiento	nº de flores polinizadas	nº cápsulas con semillas
1	2	Autogamia	4	0
2	8,5	Autogamia	11	0
3	17	Autogamia	7	0
4	0,5	Autogamia	15	0
5	0	Autogamia	4	0
6	39	Autogamia	20	0
7	2	Retrocruzamiento x <i>S. cuneata</i> Cruce por ind.11	4 7	0 0
8	0	Autogamia	5	0
9	1	Cruce por ind.11	3	0
10	4,2	Autogamia	9	0
11	3	Autogamia	6	0
12	14	Autogamia	19	0
13	0	Autogamia Retrocruzamiento x <i>S. cuneata</i>	4 2	0 0

**Tabla 6.17** Obtención de la generación  $F_2$  y retrocruzamientos de individuos de la generación  $F_1$  procedentes del cruzamiento *S. moncayensis* (2882PV) x *S. cuneata* (2893PV).

Individuo	% polen fértil	tipo de cruzamiento	nº de flores polinizadas	nº cápsulas con semillas
1	0	Autogamia	3	0
2	0	Retrocruzamiento x <i>S. moncayensis</i> Retrocruzamiento x <i>S. cuneata</i>	6 2	0 0
3	0	Autogamia	6	0
4	5	Autogamia	8	0
5	0	Autogamia	3	0
6	2,4	Autogamia Retrocruzamiento x <i>S. moncayensis</i> Retrocruzamiento x <i>S. cuneata</i>	4 4 4	0 0 0
7	0	Retrocruzamiento x <i>S. cuneata</i>	5	0
8	1	Autogamia	3	0
9	11,85	Autogamia	9	0
10	3,2	Autogamia	11	0

**Tabla 6.18** Obtención de la generación  $F_2$  y retrocruzamientos de individuos de la generación  $F_1$  procedentes del cruzamiento *S. moncayensis* (2898PV) x *S. cuneata* (2894PV).

Individuo	% polen fértil	tipo de cruzamiento	nº de flores polinizadas	nº cápsulas con semillas
1	0	Autogamia	2	0
2	5	Autogamia	5	0
3	2,1	Autogamia	13	0
4	4,6	Autogamia	10	0
5	0	Autogamia	9	0
6	0	Autogamia	3	0

**Tabla 6.19** Obtención de la generación  $F_2$  del cruzamiento *S. cuneata* (2894PV) x *S. vayredana* (2897PV).

#### 6.3.4. Germinación de las segundas generaciones ( $F_2$ )

Durante el mes de noviembre de 1993 se indujo la germinación de las semillas de la generación  $F_2$  de algunos cruzamientos, las cuales soportaron en el exterior del Jardín Botánico unas temperaturas similares ( $T^a$  media de las máximas= 20 y  $T^a$  media de las mínimas= 13) a las que soportaran las semillas germinadas en noviembre de 1991 (véase el apartado 5.2.7. del capítulo 5).

En las tablas 6.20 y 6.21 mostramos los resultados obtenidos 4 semanas después de inducir a germinación las semillas obtenidas a partir de los cruzamientos entre *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* y *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii*, y su recíproco. Asimismo, en las tablas 6.22 y 6.23 indicamos los resultados de germinación obtenidos en las mismas condiciones para los cruzamientos *S. cuneata* x *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana*, y su recíproco.

Tipo de cruzamiento	nº de semillas puestas a germinar	nº de semillas germinadas (porcentaje de germinación)
Ind. 5 x ind. 3	20	18 (90%)

**Tabla 6.20** Germinación de las semillas de la  $F_2$  obtenidas a partir de los cruzamientos entre individuos híbridos de la misma progenie ( $F_1$ ) del cruzamiento *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* x *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii*. [Ind.: individuo utilizado de la primera generación ( $F_1$ ), véase la tabla 6.11].

Tipo de cruzamiento	n° de semillas puestas a germinar	n° de semillas germinadas (porcentaje de germinación)
Ind. 3 x ind. 1	21	20 (95%)
Ind. 3 x ind. 5	10	9 (90%)
Ind. 2 x ind. recíproco 3	26	25 (96%)
Autogamia del ind. 3	5	5 (100%)
Autogamia del ind. 1	15	15 (100%)

**Tabla 6.21** Germinación de las semillas de la  $F_2$  obtenidas a partir de los cruzamientos entre individuos híbridos de la misma progenie ( $F_1$ ) del cruzamiento *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* x *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana*. [Ind.: individuo utilizado de la primera generación ( $F_1$ ), véase tabla 6.10].

Tipo de cruzamiento	n° de semillas puestas a germinar	n° de semillas germinadas (porcentaje de germinación)
Autogamia del ind. 4	14	12 (86%)

**Tabla 6.22** Germinación de las semillas de la  $F_2$  obtenidas a partir de los cruzamientos entre individuos híbridos de la misma progenie ( $F_1$ ) del cruzamiento *S. cuneata* x *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana*. [Ind.: individuo utilizado de la primera generación ( $F_1$ ), véase la tabla 6.15].

Tipo de cruzamiento	n° de semillas puestas a germinar	n° de semillas germinadas (porcentaje de germinación)
Autogamia del ind. 1	20	16 (80%)

**Tabla 6.23** Germinación de las semillas de la  $F_2$  obtenidas a partir de los cruzamientos entre individuos híbridos de la misma progenie ( $F_1$ ) del cruzamiento *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* x *S. cuneata*. [Ind.: individuo utilizado de la primera generación ( $F_1$ ), véase la tabla 6.14].

## 6.4. DISCUSION

### 6.4.1. Obtención de las primeras generaciones ( $F_1$ ) y su germinación

Uno de los criterios que se han utilizado clásicamente para valorar la viabilidad de la generación  $F_1$  ha sido contabilizar el número de frutos conseguidos

en relación al número de flores hibridadas (WELLS 1979: 324). Sin embargo, en las plantas que poseen un número de primordios seminales por flor muy elevado —en nuestro caso entre 100 y 200 por término medio— parece más interesante valorar el porcentaje de semillas conseguidas en relación al número de primordios seminales. De esta forma se



valora así con mayor precisión la viabilidad de cualquier cruzamiento. En efecto, no pueden considerarse resultados semejantes la obtención de una cápsula con 1 semilla frente a otra con 100, como de hecho se deduce de nuestros datos, por los que los resultados del número de cápsulas no son proporcionales a los del número de semillas formadas en relación a los óvulos (véase la tabla 6.5).

Hubiera sido recomendable comparar ambos métodos para todos los cruzamientos, pero nosotros únicamente lo hemos hecho para varios cruzamientos de táxones de la misma serie.

En este contexto cabe indicarse que los porcentajes de semillas formadas mediante polinización artificial son muy inferiores a los observados en material polinizado en el campo (véase el apartado 5.4.3. del capítulo 5).

Estadísticamente es arriesgado comparar los resultados globales de los cruzamientos de táxones de la misma serie (tabla 6.5) con los conseguidos de táxones de distinta serie (tabla 6.6), debido al bajo y desigual número de flores polinizadas en cada cruzamiento. No obstante, el mayor porcentaje global de semillas en relación al número de primordios seminales en el primer caso (13,1%), frente al segundo (6,49%), pudiera indicarnos que globalmente el grado de interfertilidad está directamente relacionado con el parentesco.

Por otro lado, dichos porcentajes de producción de semillas son similares a los obtenidos por cruzamientos artificiales intraespecíficos (véase la tabla 5.5 del capítulo 5).

El caso de la hibridación de *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* y *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* pudiera constituir una situación especial. Al haber conseguido un número suficientemente elevado de polinizaciones de flores —que dieron como resultados 49 y 55 cápsulas para los cruzamientos directos y recíprocos— y obtener porcentajes muy bajos de semillas

(8,7% y 9%), podemos interpretar que existen barreras importantes para la formación de la generación  $F_1$ .

Desgraciadamente, solo disponemos de ciertos porcentajes de germinación de semillas de individuos híbridos de la generación  $F_1$  (véase la tabla 6.7), que además alcanzaron el estado adulto después de un año ("índice de supervivencia"), pues no ha dado tiempo a que crecieran los obtenidos el año pasado. No obstante, hemos obtenido un buen número de porcentajes para diferentes cruzamientos interespecíficos que indica un elevado número de individuos que alcanzan el estado adulto —los cuales muestran un manifiesto vigor híbrido—. En cambio, en el cruzamiento entre las dos subespecies de *S. pentadactylis* mencionadas anteriormente, así como para el cruzamiento *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* x *S. cuneata*, se han obtenido porcentajes muy bajos y unos individuos algo debilitados.

Sin embargo, en la mayor parte de las publicaciones referentes a la hibridación y viabilidad de las sucesivas generaciones, se omite la información sobre la supervivencia de las sucesivas descendencias, que en nuestro caso es imprescindible.

En definitiva, hemos obtenido interesantes resultados particulares que se pueden extraer de los cruzamientos efectuados:

1) Se consiguió buenos resultados en el cruzamiento de dos táxones de distinta subsección, a saber, entre *S. camposii* subsp. *leptophylla* (subsección *Triplinervium*) y *S. bitermata* (subsección *Saxifraga*); este cruzamiento arrojó los valores más altos tanto en porcentaje de germinación (100%) como de supervivencia (casi el 60%). 2) Otro cruzamiento que proporcionó también un elevado número de individuos adultos de la generación  $F_1$  fue entre *S. camposii* subsp. *camposii* y *S. canaliculata* —ambas pertenecientes a la serie

*Pentadactylis*; ambas especies son muy afines pero presentan un gran aislamiento geográfico. 3) Las dificultades de *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* en formar descendencia híbrida con *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana*, y viceversa, nos sugiere que existe un importante pero incompleto aislamiento genético a partir de una situación simpátrica. Dichas dificultades de hibridación parecen afectar fundamentalmente al nivel de supervivencia, pues menos del 6% de semillas alcanzan el estado de plantas adultas. 4) Algo similar ocurre en el cruzamiento *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* (serie *Pentadactylis*) x *S. cuneata* (serie *Ceratophyllae* s.str.), y su recíproco —aunque el porcentaje aumenta en cierta medida (8% y 23%, respectivamente)—; no obstante parece más difícil dar una interpretación válida para este caso.

En resumen, el comportamiento observado durante la obtención de híbridos, tanto por la elevada viabilidad de sus semillas como de individuos que además florecieron, indican la enorme facilidad con la que hibridan las especies del género *Saxifraga*. Dicho resultado es conocido desde antiguo por el alto número de híbridos encontrados en la naturaleza, algunos de los cuales proceden de progenitores de grupos muy alejados.

Si comparamos nuestros resultados con los de otros autores, observaremos que son muy diferentes, tanto para hibridaciones de especies de *Saxifraga* de otros grupos como para algún otro género de *Saxifragaceae*. Tal es el caso de las hibridaciones realizadas por MARSDEN-JONES & TURRILL (1930, 1934) entre *S. granulata* (subsección *Saxifraga*) y *S. rosacea* (subsección *Triplinervium*). Dichos autores obtuvieron numerosos individuos pertenecientes a diferentes combinaciones híbridas —unos 973 de las generaciones  $F_2$  y  $F_3$ , según la publicación de 1930, y 4068 de las

generaciones  $F_2$ ,  $F_3$  y retrocruzamientos, según la publicación de 1934—. Más tarde, MARSDEN-JONES & TURRILL (1955) consiguieron también descendencia en la hibridación de *S. rosacea*, *S. cespitosa* y *S. hypnoides*, si bien las semillas no se intentaron germinar, aunque según ellos "parecían ser buenas". Asimismo, el trabajo realizado por MARSDEN-JONES & TURRILL (1934) fue apoyado cariológicamente por los estudios de PHILP (1934). Este último autor hizo un seguimiento cariológico de ambos progenitores (*S. granulata* y *S. rosacea*), así como de las generaciones híbridas  $F_1$  y  $F_2$  (*S. x potternensis*), otorgándoles diferentes niveles de ploidía.

Por otro lado, WELLS (1979: 323) obtuvo unas elevadas viabilidades de semillas e individuos híbridos del género *Heuchera* —próxima al 100%—, tanto para táxones de la misma subsección de *Heuchera*, como para especies de dos subsecciones diferentes. No obstante, no se obtuvo descendencia fértil entre táxones de otras subsecciones.

El porcentaje de semillas que nosotros conseguimos germinar de la generación  $F_1$  se situó entre 30% y 100%, mientras que WELLS (1979: 325) obtuvo porcentajes de germinación próximos a 100% para todos los cruzamientos exitosos. La viabilidad media del polen que calculamos para los 75 individuos de la  $F_1$  generalmente fluctuó entre 0% y 21%, si exceptuamos la obtenida para 3 individuos, dos de los cuales dieron semillas viables tras su autogamia. Dichos porcentajes son muy inferiores a los obtenidos para diversos progenitores (véase la tabla 5.5 del capítulo 5), y claramente inferiores al 75% de los híbridos obtenidos por (1979: 326).

#### 6.4.2. Obtención de las segundas generaciones ( $F_2$ ) y su germinación

En primer lugar, debemos indicar que el método de tinción doble utilizado

para estimar la viabilidad de polen (ALEXANDER 1980) parece adecuado, pues los porcentajes más elevados han correspondido aproximadamente con los de los progenitores de las generaciones  $F_2$  viables (ver apartado 6.3.4.).

Los resultados de la viabilidad del polen expuestos en las tablas del apartado 6.3.3. indican una viabilidad de los 75 híbridos interespecíficos obtenidos bastante baja, pues no se sobrepasó el 21%, excepto en 3 individuos. Precisamente dos individuos de los 3 indicados formaron descendencia  $F_2$  viable (véanse tablas 6.14 y 6.15).

Por otro lado, de los 10 tipos de híbridos interespecíficos que florecieron tan solo obtuvimos dos cápsulas de las 562 flores autopolinizadas por geitonogamia y 98 retrocruzadas o polinizadas por otros individuos de la misma progenie. Una de esas cápsulas procedió de la autopolinización de una flor del híbrido *S. cuneata* 2894PV x *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* 2946PV, y otra de su cruzamiento recíproco. Dichas cápsulas poseían 230 primordios seminales de los que 14 llegaron a formar semillas, en el primer caso (20 semillas/210 primordios seminales en el cruzamiento recíproco). Por tanto, dichos datos nos dan un índice de viabilidad bastante abajo, lo cual ya se intuía por la ausencia de introgresión de las numerosas especies que hibridan de forma natural en casi todas las localidades conocidas.

Los cruzamientos encaminados a obtener la generación  $F_2$  del híbrido entre *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* y *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* parecen sugerir un restablecimiento de la viabilidad de los híbridos a partir de esta generación. Se realizaron cruzamientos sobre 72 flores, de las cuales 24 dieron semillas, para las que obtuvimos unos valores del 2,6% al 19% de semillas en relación al número de primordios seminales. Es decir, se trata de unos resultados bastante similares a los resultados medios encontrados para la generación  $F_1$  de taxones de la misma serie

(13,1%) (véase la tabla 6.5), e incluso muy semejantes a los obtenidos por polinización artificial para ciertas especies progenitoras (del 5% al 18,4%) (véase la tabla 5.6 del capítulo 5). La situación sería análoga a la del híbrido entre *S. cuneata* y *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana*, en el sentido de que los únicos híbridos aparentemente viables a nivel de la generación  $F_2$  son precisamente los que registraron unos porcentajes más bajos de supervivencia en la  $F_1$ .

Finalmente, podemos afirmar que los resultados globales concuerdan aproximadamente con las observaciones de campo realizadas por diversos autores. El número de híbridos naturales descritos con participación de especies de la serie *Ceratophyllae* (s.l.) es de 39, lo cual puede ser un buen reflejo de la facilidad de obtención de híbridos  $F_1$ . Sin embargo, no se conoce más que una zona de hibridación, la del puerto de Somiedo (Asturias) (véase WEBB 1987: 249; VARGAS 1990: 284), lo cual sería reflejo de que el intercambio génico no va más allá de la  $F_1$  en la mayor parte de los casos. En efecto, la escasa introgresión queda parcialmente explicada por el bajo porcentaje de viabilidad del polen conseguido en los individuos de la generación híbrida  $F_1$  interespecífica, así como por la prácticamente nula obtención de semillas que proporcionasen la generación  $F_2$ . El caso de la hibridación de las dos subespecies de *S. pentadactylis* nos sugiere, una vez más, que las barreras genéticas son fácilmente salvables una vez superada la generación  $F_1$ .

Una situación similar encontró WELLS (1979: 325, 328) en *Heuchera*. La fuerte autoincompatibilidad en la generación  $F_1$  no impidió que la germinación de las pocas semillas formadas fuese muy elevada.

En cambio, MARSDEN-JONES & TURRILL (1955: 193) indican enjambres de híbridos para dos especies de otras series

taxonómicas (*S. cespitosa* y *S. rosacea*) en ciertas localidades inglesas.

Por otro lado, los porcentajes de la germinación de semillas de la generación  $F_2$ , obtenidas a partir tanto del cruzamiento *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* x *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* como del cruzamiento recíproco, son próximos al 100%, e incluso similares o mejores a los conseguidos para varias especies progenitoras (véanse las tablas 5.?, 5.? y 5.? del capítulo 5). Por tanto, no existen dificultades en la germinación de las semillas pertenecientes a las escasas plantas de la generación  $F_1$  que han conseguido desarrollarse y florecer.

## 6.5. CONCLUSIONES

1 Se pueden conseguir artificialmente individuos híbridos tanto a partir de especies muy próximas, como de especies de distinta subsección.

2 Los porcentajes de semillas formadas a partir de cruzamientos interespecíficos artificiales no difieren mucho de aquellos obtenidos a partir de cruzamientos intraespecíficos artificiales.

3 Los porcentajes de germinación de semillas de la generación  $F_1$  de híbridos interespecíficos son elevados, y no muy inferiores a los de los progenitores estudiados.

4 El "índice de supervivencia" de los híbridos interespecíficos, un año después de su germinación en condiciones de invernadero, es bastante elevado

—generalmente fluctó entre 25% y 70%. Sin embargo, los bajos porcentajes de viabilidad del polen de los híbridos interespecíficos de la generación  $F_1$  —junto a la prácticamente nula obtención de semillas de la generación  $F_2$ — parecen indicar la existencia de fuertes barreras de aislamiento postzigótico, aun cuando los híbridos muestren un manifiesto vigor vegetativo.

6 Sin embargo, el "índice de supervivencia" de los híbridos entre las dos subespecies de *S. pentadactylis*, así como de *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* x *S. cuneata*, no sobrepasó el 8%, lo cual indica una fuerte barrera a nivel de desarrollo.

Paradójicamente, a pesar del bajo índice de supervivencia de la generación  $F_1$  híbrida entre ambas subespecies de *S. pentadactylis*, sí se consiguieron elevados porcentajes de semillas viables de la generación  $F_2$ . Por tanto, parece ser que las barreras de viabilidad son salvables por medio de ciertos individuos híbridos.

## CAPITULO 7 TRATAMIENTO TAXONOMICO

### Índice del capítulo

7.1. Antecedentes y objetivos	135
7.1.1. Estudios previos	135
7.1.2. Objetivos básicos	135
7.2. Materiales y métodos	136
7.3. Resultados y discusión	137
Clave de identificación de táxones	137
Serie <i>Pentadactylis</i> (Lázaro) P.Vargas.	139
<i>S. canaliculata</i> Boiss. & Reuter ex Engl.	140
<i>S. camposii</i> subsp. <i>leptophylla</i> (Willk.) D.A.Webb	143
<i>S. camposii</i> Boiss. & Reuter subsp. <i>camposii</i>	147
<i>S. fragilis</i> Schrank subsp. <i>fragilis</i>	149
<i>S. fragilis</i> subsp. <i>paniculata</i> (Pau) Muñoz Garmendia & P. Vargas	153
<i>S. losae</i> Sennen	157
<i>S. moncayensis</i> D.A.Webb	162
<i>S. vayredana</i> Luizet	165
<i>S. pentadactylis</i> Lapeyr. subsp. <i>pentadactylis</i>	168
<i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>willkommiana</i> (Boiss. ex Willk.) Rivas Mart.	171
<i>S. pentadactylis</i> subsp. <i>almanzorii</i> P.Vargas	177
<i>S. intricata</i> Lapeyr.	180
<i>S. pedemontana</i> All.	183
<i>S. kitaibelii</i> P.Vargas & Nieto Fel.	186
<i>S. demnatensis</i> Cosson ex Engl. & Irmscher	190
<i>S. cervicornis</i> Viv.	192
<i>S. prostii</i> Sternb.	195
<i>S. geranioides</i> L.	198
Serie <i>Ceratophyllae</i> (Haw.) S.Pawl	201
<i>S. babiana</i> T.E.Díaz & Fern. Prieto	201
<i>S. trifurcata</i> Schrader	204
<i>S. cuneata</i> Willd.	208
<i>S. portosantana</i> Boiss.	213
<i>S. maderensis</i> D.Don	216
<i>S. luizetiana</i> Emb. & Maire	219
7.4. Conclusiones	221

### 7.1. ANTECEDENTES Y OBJETIVOS

#### 7.1.1. Estudios previos

No son pocos los autores que se han ocupado del género *Saxifraga*, y en concreto de la serie *Ceratophyllae* (s.l.), ni tampoco han coincidido siempre en el tratamiento taxonómico del grupo. De todos ellos, caben destacarse los trabajos de WILLKOMM (1874), LUIZET (1931), ENGLER (1872), ENGLER & IRMSCHER (1916), WEBB (1964, 1987b, 1993) y FERNANDEZ ARECES & AL. (1993). En el apartado de discusión correspondiente a cada uno de los táxones comentamos su *status* o

ubicación taxonómica en tratamientos previos.

#### 7.1.2. Objetivos básicos

Los objetivos básicos que nos marcamos inicialmente fueron encaminados a delimitar taxonómicamente las saxífragas de la serie *Ceratophyllae* (s.l.), tomando como punto de partida la clasificación de WEBB (1987b: 228–230), la cual coincidió en el tiempo con la iniciación de la presente memoria doctoral. Sin embargo, ello supuso tomar como hipótesis de trabajo una clasificación parcial –que incluía únicamente

las especies europeas—, que completamos con la monografía de ENGLER & IRMSCHER (1916: 318–337) para trabajar con un grupo natural.

## 7.2. MATERIALES Y METODOS

Para cada taxon —especie o subespecie— damos la siguiente información:

Primeramente, se muestra el **nombre aceptado** según los criterios del Código Internacional de Nomenclatura Botánica (GREUTER & AL. 1988), seguido de la autoría —abreviatura según BRUMMITT & POWELL (1992)— y lugar de publicación —según las abreviaturas de revistas y obras autónomas adoptadas en el BPH/S (BRIDSON & SMITH 1991) y la *Flora iberica* [CASTROVIEJO & AL. (eds.) 1993].

A continuación, se aportan los sinónimos que hemos podido recopilar, precedidos de los siguientes símbolos nomenclaturales: "—" para los nombres ilegítimos, o para usos en discordancia con el tipo, "=" para los sinónimos heterotípicos y "≡" para los sinónimos homotípicos.

Siguen 3 apartados: Indicación locotípica, donde se transcribe literalmente la parte del protólogo que se refiere a la localidad o localidades del material tipo; Iconografía, donde se da la referencia bibliográfica de los icones que existen del taxon en cuestión; Material tipo, donde se transcribe la etiqueta del material tipo, y se indica el herbario donde está depositado dicho material —si se ha tenido la oportunidad de estudiarlo se señala con el símbolo de admiración (!)— y si está publicada su tipificación.

En el apartado de Descripción se ha utilizado como referencia básica sobre terminología el diccionario de FONT QUER (1953). Debido a la gran importancia de los caracteres de las hojas, se ilustra mediante una fotografía la variabilidad foliar de cada taxon observada en el material estudiado. Las hojas se han ordenado de forma secuencial, de manera que las hojas situadas a la izquierda y arriba presentan mayor grado de división que las que se encuentran abajo y a la derecha.

En el apartado de Distribución se describe el área del taxon en cuestión deducida del material estudiado. Además, para los táxones ibéricos se aporta un mapa de distribución<sup>1</sup> en el que se han empleado puntos que representan cuadrículas de 10 km de lado según la proyección UTM; cuando el autor de la recolección no especifica en las etiquetas las coordenadas de proyección UTM, nosotros intentamos localizarlas, y si se consiguió lo indicamos con un guión delante de la misma. Además, se da la referencia de cualquier mapa de distribución publicado con anterioridad. Para las especies no ibéricas aportamos un mapa con un sombreado que se corresponde con la distribución aproximada de cada taxon, o bien puntos que indican localidades cuando la distribución es muy restringida. En el apartado Hábitat, resumimos características ecológicas de los lugares en donde crece.

Por último, en Material estudiado, transcribimos las etiquetas del material identificado de los herbarios ARAN, B, BC, BM, COI, FCO, G, JACA, K, LEB, M, MA, MACB, MADJ, MAF, O, P, SALA, SEV. Hemos reordenado la información existente en las etiquetas de la siguiente forma: país —en las especies no españolas— o provincia —en las especies españolas—, localidad, UTM, altitud, hábitat, recolector, fecha de recolección, numeración del recolector, numeración del herbario donde está depositado el material en la actualidad y entre paréntesis el herbario de origen del material.

La discusión taxonómica para cada taxon se ha incluido al final de los apartados mencionados.

De forma generalizada hemos admitido tan solo el rango infraespecífico de subespecie, renunciando a darles reconocimiento taxonómico a poblaciones con tendencias de variación que no supusieran un proceso avanzado de especiación.

<sup>1</sup> Los mapas de la Península Ibérica han sido confeccionados con la colaboración de Roberto Gamarra.

### 7.3. RESULTADOS Y DISCUSION

La clave de identificación de los táxones estudiados en la presente memoria doctoral sigue el tratamiento taxonómico propuesto por nosotros para las especies de la serie *Ceratophyllae* (s.l.).

#### CLAVE DE IDENTIFICACION DE TAXONES

1. Rosetas con un tallo florífero terminal ..... [serie *Pentadactylis*]... 2
  - Rosetas con uno o varios tallos floríferos axilares ..... [serie *Ceratophyllae*]... 19
- serie *Pentadactylis*
2. Plantas glabras ..... 3
  - Plantas con pelos, al menos en el pedicelo, cáliz y base del pecíolo ..... 11
  3. Segmentos foliares con el ápice acuminado ..... 4
  - Segmentos foliares con el ápice obtuso o agudo ..... 6
  4. Segmento foliar central linear (de 3 a 6 veces más largo que ancho) .... 1. *S. canaliculata*
  - Segmento foliar central linear–lanceolado o lanceolado (de 2 a 3 veces más largo que ancho) ..... 5
  5. Lámina foliar con el contorno de flabelado a cuneado–flabelado, y bruscamente estrechada en el pecíolo ..... 2. *S. camposii* subsp. *leptophylla*
  - Lámina foliar con el contorno de cuneado–flabelado a cuneado, y progresivamente estrechada en el pecíolo ..... 3. *S. camposii* subsp. *camposii*
  6. Segmentos foliares sin surco ..... 7
  - Segmentos foliares con un fino surco sobre el nervio central ..... 8
  7. Lámina foliar de contorno entre circular y flabelado, con los segmentos de lineares a linear–elípticos y con el ápice agudo ..... 4. *S. fragilis* subsp. *fragilis*
  - Lámina foliar de contorno entre flabelado y cuneado–flabelado, con segmentos de linear–elípticos a obovados y con el ápice obtuso ..... 5. *S. fragilis* subsp. *paniculata*
  8. Pecíolo 3–4 veces más ancho que el segmento central de la hoja; semillas con micropapilas y macropapilas (observables a 20 aumentos) ..... 6. *S. losae*
  - Pecíolo de algo más estrecho a 2 veces más ancho que el segmento central de la hoja; semillas solo con micropapilas ..... 9
  9. Flores con pétalos de obovados a linear–obovados, blancos ..... 10
  - Flores con pétalos de linear–obovados a lineares, verde–amarillentos ..... 11. *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii*

10. Hoja inferior del tallo florífero dividida en 1–3(5) segmentos ..... **10. *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana***
- Hoja inferior del tallo florífero dividida en (3)5 segmentos ..... **9. *S. pentadactylis* subsp. *pentadactylis***
11. Plantas pubescentes, con tricomas largos (numerosos formados por más de 6 células);  
pétalos mayores de 7 mm ..... **12**
- Plantas pubérulas, con tricomas cortos (formados por menos de 4 células); pétalos menores  
de 7 mm ..... **17**
12. Pecíolo con un surco longitudinal acanalado; pétalos blancos con nervios oscuros ..... **18. *S. geranioides***
- Pecíolo sin dicho surco; pétalos completamente blancos ..... **13**
13. Hojas, al menos las de las rosetas primaverales, con el ápice de los segmentos acuminado o  
apiculado ..... **14**
- Hojas con el ápice de los segmentos obtuso o agudo ..... **15**
14. Pétalos generalmente mayores de 10 mm; semillas solo con micropapilas ..... **16. *S. cervicornis***
- Pétalos generalmente menores de 10 mm; semillas con micropapilas y largas macropapilas  
(observables a 20 aumentos) ..... **17. *S. prostil***
15. Hojas palmatipartidas, lámina abruptamente estrechada en el pecíolo . **15. *S. demnatensis***
- Hojas palmatífidas, lámina progresivamente estrechada en el pecíolo ..... **16**
16. Hojas algo coriáceas, segmentos foliares con tricomas de más de 4 células; pétalos  
generalmente menores de 10 mm ..... **14. *S. kitaibelii***
- Hojas de consistencia blanda, segmentos foliares con tricomas de menos de 4 células;  
pétalos generalmente mayores de 10 mm ..... **13. *S. pedemontana***
17. Segmentos foliares de elípticos a linear-elípticos, con el ápice agudo y generalmente sin  
surcos ..... **8. *S. vayredana***
- Segmentos foliares de linear-elípticos a lineares, con el ápice de obtuso a subagudo y  
con un surco fino sobre el nervio central ..... **18**
18. Lámina foliar generalmente mayor de 10 mm de anchura y con el segmento central mayor de  
6 mm de longitud; semillas con micropapilas y macropapilas ..... **7. *S. moncayensis***
- Lámina foliar generalmente menor de 5 mm de anchura y con el segmento central menor de  
3 mm de longitud; semillas solo con micropapilas ..... **12. *S. intricata***

serie *Ceratophyllae*

19. Planta densamente pubescente ..... **19. *S. babiana***
- Planta glabra o subglabra ..... **20**
20. Segmentos foliares de linear-elípticos a linear-trianguulares, con el ápice acuminado  
..... **20. *S. trifurcata***
- Segmentos foliares de elípticos a triangulares, con el ápice agudo o mucronado ..... **21**



21. Hojas de contorno entre flabelado y circular, divididas en más de 9 segmentos; pedicelos y sépalos con tricomas glandulíferos ..... **23. *S. maderensis***
- Hojas de contorno entre cuneado y cuneado-flabelado, divididas generalmente en menos de 9 segmentos; pedicelos y sépalos glabros ..... **22**
22. Segmentos foliares con el ápice mucronado ..... **21. *S. cuneata***
- Segmentos foliares con el ápice agudo ..... **22. *S. portosanctana***

## SERIE *PENTADACTYLIS* (LAZARO) P.VARGAS

### Descripción:

Plantas laxa o densamente cespitosas, pelosas o glabras, con surcos foliares (acanalados o finos) o sin ellos, segmentos foliares con ápice de acuminado a obtuso, lámina de contorno entre cuneado y semicircular, con tallos floríferos terminales, flores generalmente blancas y semillas con ornamentación compuesta por micro y macropapilas o únicamente por micropapilas.

Distribución: sistemas montañosos, sierras y barrancos de la Península Ibérica –a excepción del cuadrante suroccidental y del territorio portugués–, Corbières, Atlas marroquí, Alpes marítimos, Cévennes, Córcega, Cerdeña, Cárpatos, Balcanes y puntos de Macedonia.

### DISCUSION

Debido fundamentalmente al tipo de crecimiento de los tallos floríferos, hemos distinguido (VARGAS 1991) dos series no reflejadas en la revisión de WEBB (1987b: 229), quien incluyó las especies de ambas series dentro de la serie *Ceratophyllae*. Ya LUIZET (1913: 274) segregó un grupo que denominó "Terminalifoliae" por presentar rosetas únicamente con hojas en su extremo –término que caracterizaría a las especies de la serie *Ceratophyllae* s.str.– y denominó

"Terminaliflorae" a las especies de la antigua sección *Dactyloides*, con crecimiento terminal de los tallos floríferos –término que caracteriza a las especies de la serie *Pentadactylis*–. Sin embargo, dicho autor (LUIZET 1913: 281) incluyó un mayor número de especies en este grupo "Terminaliflorae" de las que nosotros hemos considerado en la serie *Pentadactylis* –al seguir las delimitaciones taxonómicas de las monografías de ENGLER & IRMSCHER (1916) y WEBB (1987b)–: "*S. hypnoides*, *S. aquatica*, *S. moschata*, *S. pedemontana*, *S. pedatifida*, *S. confusa*, *S. lamottei*, *S. geranioides*, *S. corbariensis*, *S. exarata*, *S. pubescens*, *S. intricata*, *S. nervosa*, *S. pentadactylis*, *S. iratiana*, *S. prostiana*, *S. fastigiata*, *S. hariatii*". Ahora bien, ya que este tipo de crecimiento es el más común dentro del género –y presumiblemente el más primitivo– no parece lógico considerar que todas estas especies formen un grupo natural. Por otro lado, en contra de lo propuesto por WEBB (1987b: 229), algunos de estos táxones (*S. exarata*, *S. pubescens*, *S. iratiana*, *S. hariatii*) son realmente afines a los que hemos considerado *a priori* como grupo de estudio en la presente memoria doctoral, tal y como parecen indicar importantes caracteres morfológicos y cariológicos.

**1. *S. canaliculata*** Boiss. & Reuter ex Engl., Monogr. Gatt. Saxifr.: 169 (1872)

= *S. trifurcata* Schrader subsp. *canaliculata* (Boiss. & Reuter ex Engl.) Pau in Actas Soc. Esp. Hist. Nat. 28: 42 (1899) = *S. paniculata* Cav. var. *canaliculata* (Boiss. & Reuter ex Engl.) Cámara in Anales Estac. Exp. Aula Dei 3(3-4): 299 (1955)

= *S. canaliculata* var. *gracilis* Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 64: 107 (1917)

= *S. canaliculata* forma *vulgaris* Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 64: 107 (1917)

= *S. canaliculata* forma *major* Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 64: 107 (1917)

= *S. canaliculata* forma *minor* Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 64: 107 (1917)

= *S. canaliculata* forma *laxa* Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 64: 107 (1917)

= *S. camposii* var. *leptophylla* Willk., pro parte, in Willk. & Lange, Prodr. Fl. Hispan. 3: 113 (1874)

**Indicación locotípica:** "Rochers au Pic de las Corvas, près la Combento de Arvas, Prov. de León".

**Iconografía:** LERESCHE & LEVIER (1881, lámina 3); WILLKOMM (1881-1885, lámina 32); ENGLER & IRMSCHER (1916, figura 75); FERNANDEZ ARECES (1990, lámina 9).

**Material tipo:** "10 juillet. E. Bourgeau 2647", G (lectótipo e isolectótipo !); lectotipificación propuesta por WEBB & GORNALL (1989: 220).

**Descripción:** **Planta** laxamente cespitosa, glabra, viscosa, con numerosas glándulas inmersas que le confieren olor balsámico en verano, en ocasiones con tallos y hojas algo rojizos. **Hojas** de (9)13-17(30) x (4)6-8(15) mm, con lámina fácilmente distinguible del pecíolo, con márgenes engrosados, coriáceas, que al envejecer tornan a marrón con rapidez. Lámina de contorno flabelado, con 3-5(9) segmentos, lineares, con frecuencia de sección cilíndrica, acuminados y con un surco longitudinal acanalado; segmento central de (3)4-6(9) mm de longitud y 0,5-1(1,5) mm de anchura en su parte media, generalmente

indiviso; los laterales bífidos. Pecíolo de aproximadamente 1 mm de anchura en su parte media, con frecuencia de sección cilíndrica, con un surco acanalado longitudinal originado por engrosamiento de los márgenes hacia el haz, de igual longitud o algo mayor que la lámina. **Tallos floríferos** de hasta 30 cm, terminales, erectos. Pie de la inflorescencia de longitud 2-3 veces la de la inflorescencia, con 2-4 hojas indivisas o divididas en 3(5) segmentos. **Inflorescencia** en panícula ovoidal o corimbiforme, compuesta por (5)8-13(18) flores; brácteas indivisas o divididas en 3 segmentos. **Flores** con hipanto y cáliz provistos de algunas glándulas sésiles. Sépalos de (2)3-4 mm de longitud, linear-trianguulares, atenuados con un apículo. Pétalos de (4)6-8(10) x (1)2-4(5) mm, obovados u obovados espatulados, blancos. Cápsula globosa -en ocasiones ovoidal-. **Semillas** de 0,55-0,8 x 0,25-0,4 mm, con ornamentación compuesta por micropapilas homogéneamente distribuidas y largas macropapilas distribuidas con mayor profusión en la zona distal.

**Distribución:** endemismo de la Cordillera Cantábrica, distribuido principalmente en su vertiente sur. El primer mapa de distribución fue aportado por FERNANDEZ ARECES & AL. (1991: 155).

**Hábitat:** roquedos calizos entre 1000-2000 m, aunque también ha sido encontrada en fisuras de cuarcitas.

#### **Material estudiado:**

ASTURIAS: Covadonga, subiendo a Peña Santa, -30TUN48, Cuatrecasas, 25-VII-1928, 2161, MAF 51388. Peña Ubiña, -30TTN56, base caliza, S. Castroviejo, 8-VII-1974, MA 323642. Picos de Europa, Vega Redonda, -30TUN38, E. Guinea, 24-VI-1952, 1544/64, MA 166236. Torrestío, 29TQH4270, 1300 m, fisuras de cuarcitas, Luceño & Vargas, 27-VII-1988, 2575PV, MA. Lagos de Salencia, 29TQH3570, 1900 m, fisuras de calizas, Luceño & Vargas, 26-VII-1988, 2561PV, MA; ibidem, en taludes, 26-VII-1988, 2564PV, MA.



# LECTOTYPUS

of *S. canaliculata* Boiss. & Reut. ex Engl.  
 There are doubtless many isotypes, but as  
 that in Berlin is probably destroyed it seems best  
 to choose one probably seen by Engelm.  
 J. A. Howell DEFEUM, ANNO 1984



L. Bourgeau - M. Despois 1868.

1868. Bourgeau - M. Despois. *S. canaliculata* Boiss. & Reut. ex Engl.

Specimens from Pico de las Cuevas, near La Combe de  
 Lussac, France.

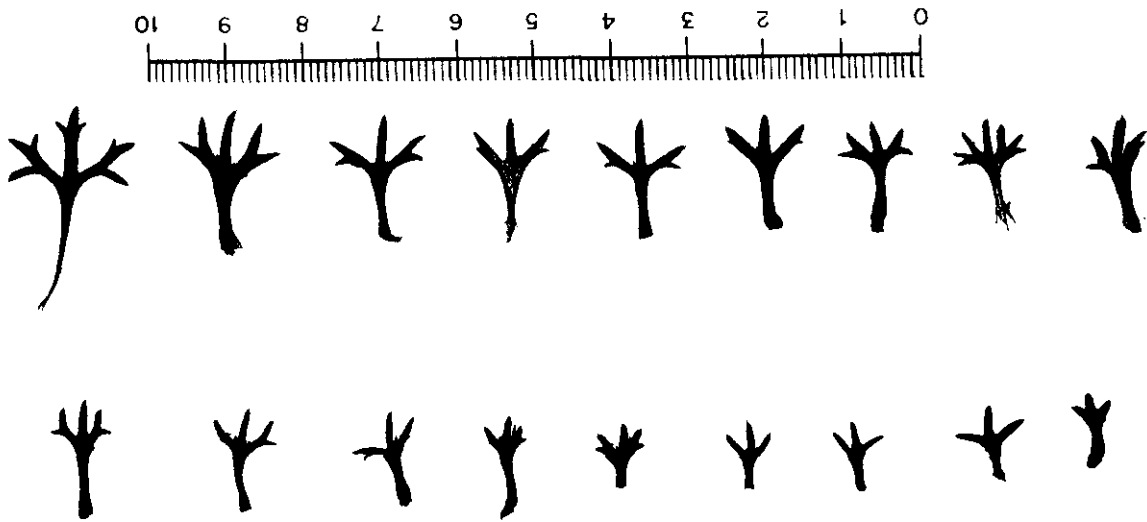


1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24 25 26 27 28 29 30 31 32 33 34 35 36 37

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14

Figura 1. Material tipo (lectotypus) de *S. canaliculata* Boiss. & Reuter ex Engl.





Variabilidad foliar de *S. canaliculata* Boiss. & Reuter ex Engl.



Pizarro88

Distribución de *S. canaliculata* Boiss. & Reuter ex Engl. según el material estudiado.

Puerto de Somiedo, La Peral, 29TQH2468, 1400 m, fisuras de calizas, Aedo, Luceño & Vargas, 12-VI-1988, 2530PV, MA; ídem, 2527PV, MA. Subida al puerto de Somiedo, a 8,5 Km de Pola de Somiedo, 29TQH2470, 1200 m, fisuras de cuarcitas, Luceño & Vargas, 25-VII-1988, 2558PV, MA. CANTABRIA: Aliva, -30TUN58, rocas, E.Guinea, 24-VI-1952, 1199, MA 166235. Aliva, Cueto de los Toribios, -30TUN58, E.Guinea, 17-VIII-1950, MA 323709. Aliva, Las Portillas, -30TUN57, 1200 m, fisuras de las calizas, E.Guinea, 18-VIII-1950, 1001, MA 323705. Aliva, peñascos en el mirador del Cable, -30TUN57, peñascos, Borja & Rivas Martínez, VII-1962, MAF 100900. Fuente De, de la estación superior del teleférico al collado de Horcados Rojos, 30TUN58, 2000 m, fisuras, M.Luceño & P.Vargas, 14-VII-1985, MA 485386. Fuente De, entre el teleférico y las Pozas de Lloroza, 30TUN57, 1830 m, en grietas calizas, E.Bayón, A.Izuzquiza & E.Villanueva, 13-IX-1988, 2138EB, MA. Hermandad de Campoo de Suso, La Serna, Monte Triquineja, 30TVN0165, 1000 m, fisuras de calizas, Aedo, Luceño & Vargas, 11-VI-1988, 2513PV, MA. Hermandad de Campoo de Suso, La Serna, Mte.Triquineja, 30TVN0165, 1000 m, fisuras de calizas, Aedo, Luceño & Vargas, 11-VI-1988, 2513PV, MA. Peña Prieta, -30TUN56, peñascos sombríos, Borja & Rivas Martínez, 1962, MAF 100897. Picos de Europa, M.Gandoger, 21-VII-1894, MA 52870. Picos de Europa, Aliva, -30TUN58, E.Leroy, 19-VII-1923, 657, BC 700904. Picos de Europa, macizo de Peña Vieja, -30TUN58, 1850 m, sobre calizas carboníferas, M.Ladero & G.López, 15-VII-1976, MAF 96550. Picos de Europa, puerto de Aliva, -30TUN58, peñascos calizos, Borja & Rivas Martínez, VIII-1962, MA 342743; ídem, MA 179037. Sierra de Peña Labra, Cuertos Negros, 30TUN8666, 1950 m, grietas de roquedos y laderas muy pendientes, conglomerados y areniscas, G.Morante & J.A.Alejandro, 13-VII-1984, MA 400355. Sotres, 30TUN5582, 1150-1800 m, Castroviejo, G.López & E.Valdés-Bermejo, 7-VII-1978, 4134EV, MA 323482. Base de Peña Vieja, -30TUN58, roquedos, Carrasco, Casaseca, Fernández Díez, Barrera & Velayos, 13-VII-1983, MA 489186. Puerto de Pajares, Convento de Arvas, -30TTN76, 22-VII-1928, 702, MAF 51747. Puerto de Piedrasluengas, -30TUN86, roquedos calizos, E.Fuertes Lasala, 17-VII-1984, MA 415059. subida a Aliva, El Collado, 30TUN5582, 1020-1600 m, Castroviejo, G.López & E.Valdés-Bermejo, 6-VII-1978, 4122EV, MA 323483. LEON: Arbas, -30TTN76, Lagasca, VII, MA 52847. Entre Barrios de Luna y San Emiliano, -30TTN6747, roquedos, Rivas Goday, Borja, Ladero & Izco, 13-VI-1970, MAF 83405, MA 332765. Beberino, 30TTN8150, 1100 m, fisuras de calizas, Aedo, Luceño & Vargas, 12-VI-1988, 2518PV, MA; ídem, 25-VII-1988, 2548PV, MA. Boca de Huérgano, Llánaves de la Reina, valle del Naranco al collado de Robadoiro, 30TUN5767, 1700 m, afloramientos calizos en ambiente general de sustratos ácidos, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 2-VII-1990, MA 494136, 494137. Boca de Huérgano, macizo de Peña Prieta, Valle de Lechada, 30TUN5765, 1970-2060 m, roquedos calizos en laderas de solana, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 16-VII-1990, MA 494149, 494150. Cistierna, 30TUN2644,

1000 m, fisuras de calizas, Aedo, Luceño & Vargas, 11-VI-1988, 2516PV, MA. Cospedal de Babia, 29TQH46, roquedo calizo, E.Puente & M.J.López Pacheco, 22-VI-1984, MA 489156; ídem, MAF 122866. Crémenes, -30TUN25, T.E.Díaz & al., 30-V-1982, MAF 114140; ídem, 29-V-1985, MAF 135844; ídem, 21-VI-1985, MA 487106, SEV 97105. Fontún, -30TTN85, Losa Quintana, 5-VI-1978, MAF 101702. Lirdes, 30TUN4979, roca en el prado, Ch.García González, 14-VIII-1977, 196, JACA 28885. Maraña, Mampodre, 30TUN2268, 1480 m, laderas rocosas de la umbría, calizas, B.Fz. de Betoño, P.Urrutia & J.A.Alejandro, 27-VII-1986, 1467-86, MA 365924. Nocado de Curneño, -30TUN05, in fissuras rupium praecipue calcarearum, Borja, 20-VII-1951, MAF 51389. Peña Redonda, -30TUN64, M.Gandoger, VII-1898, MA 52867. Pico de las Corvas, près Combento de Arbas, -30TTN76, rochers, E.Bourgeau, 10-VII-1864, MA 53034. Puente Orugo, -30TQH45, en grietas de roca caliza, E.Bayón, S.Castroviejo, P.Galán & G.Nieto, 1-VII-1983, 8592SC, MA 323579. San Emiliano, -30TTN56, roquedos calizos, M.Ladero, 8-VII-1974, MAF 90734. San Emiliano, inter Villafeliz et Rabanal, -30TTN55, 1100 m, O. de Bolós & M.Laínz, 15-VI-1975, BC 618756. Torrestío, 29TQH4270, 1300 m, fisuras de cuarcitas, Luceño & Vargas, 27-VII-1988, 2578PV, MA. Villamanin, Pico Fontún, -30TTN8357, 1600 m, parois verticales, fissures des rochers, J.Losa Quintana, 26-VI-1978, 9269, MA 416526, MAF 107598, SEV 74066. Villargusán, Las Agujas, -30TTN5664, en comunidades de *Saxifragion trifurcata-canaliculatae*, C.Romero, V-1982, MA 323582. Base de Peña Ubiña, -30TTN56, calizas, S.Castroviejo, 8-VII-1974, MA 323745. Puerto Ventana, cruce a Torrestío, 29TQH4368, 1350 m, solana, pastos calizos pedregosos secos, P.Montserrat, 15-VI-1975, JACA 187875. Puerto de Pajares, Convento de Arbas, 22-VII-1928, 702, MAF 51747. Puerto de Pajares, convento de Arbas, -30TTN76, Cuatrecasas, 22-VII-1928, 702, BC 78467. Puerto de las Señales, -30TUN17, E.Rico, 26-VIII-1978, MA 326899. Supra Riaño, -30TUN36, 1300 m, frequens in rupibus calcareis, Laínz, 24-VI-1971, MA 326898.

PALENCIA: Castrejón de la Peña, Sierra de Peña Redonda, al W del Cervunal, 30TUN6647, 1680-1700 m, crestas y roquedos calizos, J.A.Alejandro, 31-V-1990, 1727-90, MA 494265. Cervera de Pisuerga, entre los picos Almonga y Las Cruces, 30TUN7445, 1150-1200 m, calizas de la umbría, J.A.Alejandro, 28-V-1990, 1673-90, MA 494264, 494270. Cervera de Pisuerga, Sierra del Brezo, 30TUN6946, 1720-1745 m, grietas de roquedos calizos de la umbría, B.Fz. de Betoño & J.A.Alejandro, 5-VIII-1989, 1082-89, MA 485187. Cervera de Pisuerga, Sierra de la Peña, pico de las Cruces, 30TUN7444, 1450-1500 m, grietas de roquedos calizos de las crestas, J.A.Alejandro, 28-V-1990, 1663-90, MA 494268, 494269. Cervera de Pisuerga,

Espigüete, sima del Anillo, 30TUN5457, 1630–1720 m, grietas de roquederos carstificados, calizas, B.Fz. de Betoño & J.A.Alejandro, 12–VIII–1990, 419–89, MA 494151. Cervera de Pisuerga, Santibáñez de Resoba, solana de la Peña de Santa Lucía, 30TUN6852, 1340–1460 m, grietas, repisas y base del roquedo calizo, J.A.Alejandro, 29–V–1990, 1046–90, MA 494147. Cervera de Pisuerga, Peñas Negras, –30TUN75, peñascos silíceos, zona montana, Font Quer, 6–VIII–1914, 828, MA 52868. Cervera de Pisuerga, orilla derecha del río Cenadero, rocas calizas, Font Quer, 8–VIII–1914, 824, MA 52865. Cervera de Pisuerga, Peña Redonda, –30TUN64, rocas calizas, zona subalpina, Font Quer, 9–VIII–1914, 824, MA 52869. Dehesa de Montejo, 30TUN7742, 1080 m, roquederos calizos de umbría, bajo una ceja vertical, cerca de un covachón-resurgencia, J.A.Alejandro, 4–VI–1990, 1845–90, MA 494266. Dehesa de Montejo, Mte. Mariserrana, al W–SW de la cumbre, 30TUN7843, 1100–1180 m, crestones de roquederos calizos, J.A.Alejandro, 4–VI–1990, varios, MA 494127–494130. Dehesa de Montejo, Mte. Mariserrana, 30TUN7843, 1200–1230 m, roquederos calizos de umbría, J.A.Alejandro, 4–VI–1990, 1876–90, MA 494131. Santibáñez de la Peña, Sierra del Brezo, entre Peña Cueto y Peña del Fraile, 30TUN5644, 1870 m, crestas calizas, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 24–V–1990, 435–90, MA 494152. Santibáñez de la Peña, Sierra del Brezo, Mte. Cueto, 30TUN5644, 1890 m, roquederos carstificados en la solana al SE de la cumbre, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 1–VII–1990, 150–90, MA 494138. Santibáñez de la Peña, Sierra del Brezo, Mte. Cueto, junto a la fle. de la Virgen del Brezo, 30TUN5744, 1840 m, roquederos de la umbría, calizas, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 1–VII–1990, 1509–90, MA 494258. Triollo, La Lastra, 30TUN6552, 1440 m, grietas de roquederos calizos, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 26–V–1990, 495–90, MA 494145. Triollo, La Lastra, 30TUN6552, 1440–1550 m, roquedo y laderas pedregosas de solana, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 26–V–1990, 499–90, MA 494146. Velilla de Río Carrión, Espigüete, simas del Anillo, 30TUN5456, 1700 m, calizas, B.Fz. de Betoño & J.A.Alejandro, 6–VIII–1989, 1159–89, MA 485189. Velilla de Río Carrión, Espigüete, 30TUN5456, 1750–1900 m, grietas y rellanos de roquederos calizos de la umbría, B.Fz. de Betoño & J.A.Alejandro, 6–VIII–1989, 1147–89, MA 485186. Velilla de Río Carrión, Espigüete, pista al refugio, 30TUN5557, 1500–1600 m, laderas pedregosas y roquederos de la umbría en calizas, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 25–V–1990, 478–90, MA 494144, 494154. Velilla de Río Carrión, 30TUN5047, 1240 m, rocas ácidas, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 24–V–1990, 445–90, MA 494153. Velilla de Río Carrión, Sierra del Brezo, 30TUN5443, 1800–1850 m, roquederos calizos de las crestas de la sierra, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 2–VII–1990, 1393–90, MA 494148. entre Camasobres y Puerto de Piedrasluengas, –30TUN86, J.A.Devesa, M.J.Gallego, T.Luque & S.Talavera, 13–VII–1980, SEV 54371. Subida a Peña Redonda, –30TUN64, 1220–2000 m, S.Castroviejo, G.López & E.Valdés-Bermejo, 9–VII–1978, 4192bisEV, MA 323484. Subida al puerto de Piedrasluengas desde Camasobres, 30TUN8167, 1200 m,

fisuras de calizas, Luceño & Vargas, 26–VII–1988, 2581PV, MA.

PROVINCIA INCIERTA: Picos de Europa, E.Boissier, VII–1879, BC 659238. Picos de Europa, macizo Central, Canal de Asotín, 1600 m, Rivas Martínez, Loidi, Netadal & de la Fuente, 14–VI–1981, MAF 115684. Palerón de Casares Grande, in rupibus, Emili Ribera, 28–VII–1935, BC 86964.

## DISCUSION

Aunque la mayor parte de los autores aceptaron esta planta en rango específico, CAMARA (1955: 299) consideró que se trataba de una simple variedad de *S. paniculata* Cav. (véase *S. fragilis* subsp. *paniculata*).

Por el contrario, LUIZET (1917: 107) diferenció 4 formas y 1 variedad dentro de esta especie, aportando unos caracteres que nosotros consideramos con escaso valor taxonómico. Ni ENGLER & IRMSCHER (1916: 333), ni WEBB (1964: 372, 1989: 220, 1993: 456), ni FERNANDEZ ARECES (1990: 253, & AL. 1993: 73) reconocieron táxones infraespecíficos para esta especie.

Nosotros consideramos que se trata de una planta muy bien delimitada a nivel específico, y sin táxones subespecíficos.

## 2. *S. camposii* subsp. *leptophylla* (Willk.) D.A. Webb in Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 68: 204 (1963)

≡ *S. camposii* var. *leptophylla* Willk., in Willk. & Lange, Prodr. Fl. Hispan. 3: 113 (1874), excl. loc. "Pico de las Corvas" [basión.] ≡ *S. camposii* forma *leptophylla* (Willk.) Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 64: 106 (1917)

= *S. camposii* forma *longistamina* Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 64: 106 (1917)

= *S. camposii* forma *unguiculata* Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 64: 106 (1917)

– *S. almeriensis* Willk., nomen nudum, in sched. exsiccata 1845

**Indicación locotípica:** "in regno Granat. (Sierra de María et La Sagra ad alt. 5000–6500', Wk. 1845, Fk., 1852) et Legion. (Pico de las Corvas pr. Convento de Arvas, BOURG.!)"

**Iconografía:** ENGLER & IRMSCHER (1916, figura 74).

**Material tipo:** COI–WILLK (no visto), G (!).

**Descripción:** **Planta** laxamente cespitosa, glabra, viscosa, con numerosas glándulas inmersas que le confieren olor balsámico en verano. **Hojas** de (7)15–20(28) x (4)8–13(18) mm, con lámina claramente distinguible del pecíolo, con márgenes engrosados, coriáceas, en ocasiones con tonos rojizos, que al envejecer tornan a marrón con rapidez. Lámina entre contorno y cuneado–flabelado a flabelado, con (3)5–7(15) segmentos, de linear–lanceolados a lanceolados, acuminados y con surco acanalado incipiente sobre algunos segmentos; segmento central de (3)4–6(8) mm de longitud y (0,5)1–1,5 mm de anchura en su parte media, generalmente indiviso; los laterales bífidos. Pecíolo menor de 2 mm de anchura en la parte media, generalmente más largo que la lámina, con un surco acanalado longitudinal originado por engrosamiento de los márgenes hacia el haz. **Tallos floríferos** de hasta 15 cm, terminales, erectos. Pie de la inflorescencia de longitud 2–4 veces la de la inflorescencia, con 2–4 hojas indivisas o divididas en 3(5) segmentos. **Inflorescencia** en panícula ovoidal o corimbiforme, compuesta por unas (2)10–13 flores; brácteas generalmente indivisas. **Flores** con hipanto y cáliz provistos de glándulas sésiles. Sépalos de 2–3(4) mm de longitud, triangulares, acuminados o atenuados con un apículo, de igual longitud o algo más largos que el cáliz. Pétalos de c. (5)7(9) x (2)4(5) mm, obovados, blancos. Cápsula globosa –en ocasiones ovoidal–. **Semillas** de 0,5–0,9 x 0,25–0,45 mm, con ornamentación compuesta por micropapilas homogéneamente distribuidas y cortas macropapilas distribuidas con mayor profusión en la zona distal.

**Distribución:** endemismo de los Sistemas Bético y Subbético. No conocemos ningún mapa publicado de este taxon.

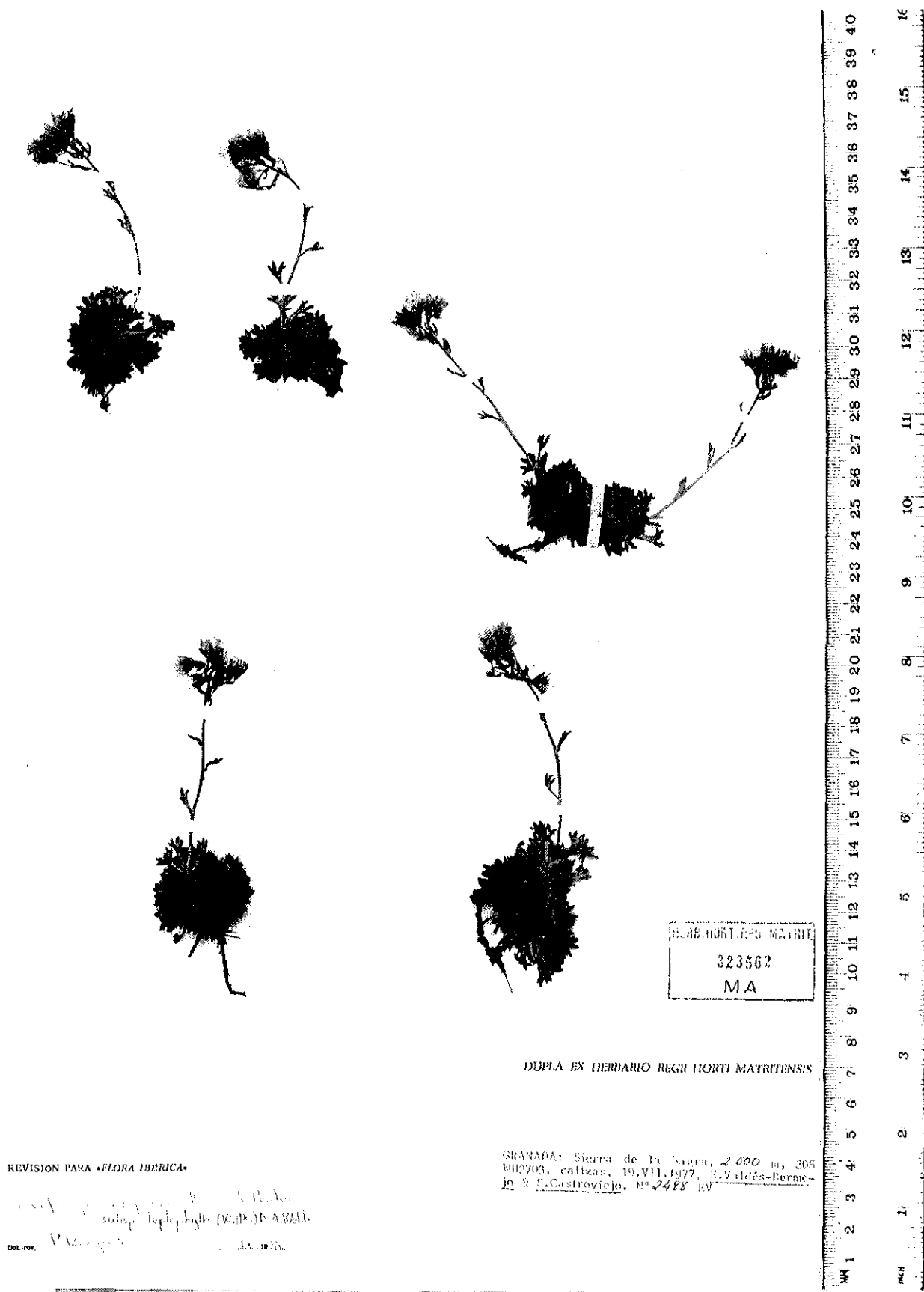
**Hábitat:** roquedales calizos entre 1100–2000 m.

#### **Material estudiado:**

**ALBACETE:** Riopar (pueblo), –30SWH46, S.Rivas & al., 9–VII–1971, MAF 98498. Sierra de Alcaraz, S.Rivas Goday, 7–IX–1950, MAF 84528. Sierra de Alcaraz, nacimiento del río Mundo, –30SWH45, en fisuras calizas, M.Luceño, 20–VII–1984, MA 484644. Sierra de Alcaraz, pico Almenara, 30SWH46, 1600 m, in dumosis, solo calcareo, Fernández Casas, 28–V–1976, 1142, MA 348645. Sierra de Segura, Yeste, 15 km W of Yeste, cerro Mentira, –30SWH54, 1600 m, lower slopes of limestone mountain, P.F.Cannon, P.R.Crane, S.L.Jury & D.M.Moore, 1–VII–1979, SEV 52158. Sierra de Taibilla, Las Cabras, –30SWH51, 1950 m, in rupibus calcareis verticalibus, A.Charpin & J.Fernández Casas, 17–VII–1974, G 10553. in cacumine El Gallinero, pr. Riopar, –30SWH56, in fissuris rupium, Cuatrecasas, 12–VII–1923, BC 23591. pico la Almenara, –30SWH4866, 1700 m, rupestre en muros calizos, J.González Albo, 19–VII–1934, MA 52798.

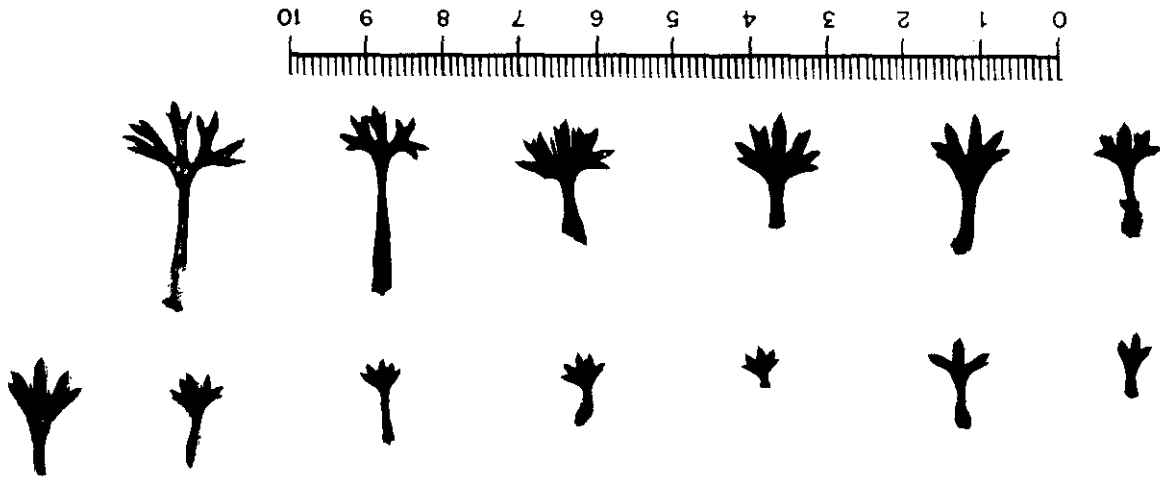
**ALMERIA:** Andalucía orientalis, Sierra María, –30SWG77, Funk, VI–1848, G. Piedra de Lúcar, –30SWG4746, 1600 m, Pallarés, VI–1985. Sierra de María, –30SWG77, Rivas Goday, Rivas Martínez & F.Galiano, 13–VI–1960, MAF 83003. Sierra de María, –30SWG77, 6000 pies m, ad rupes lateris septentrionalis, Willkomm, 12–VII–1845, G. Sierra de María, Vélez Blanco, –30SWG77, 1800 m, rocky mountain side, heavily grazed scrub, M.F.& S.G.Gardner, 26–VII–1981, SEV 86191. Sierra de María, cerro María, –30SWG77, 1900 m, northern slopes of dry limestone mountain, P.F.Cannon, P.R.Crane, S.L.Jury & D.M.Moore, 10–VII–1979, SEV 55766. Subida a Sierra María desde Vélez Blanco, 30SWG7772, 1220 m, suelo calcáreo, Castroviejo & Valdés–Bermejo, 23–VI–1976, 626EV, MA 323647. Sierra del Maimón, en la cumbre, –30SWG76, 1800 m, rocas calizas verticales, Fernández Casas, 2–V–1970, MA 326895.



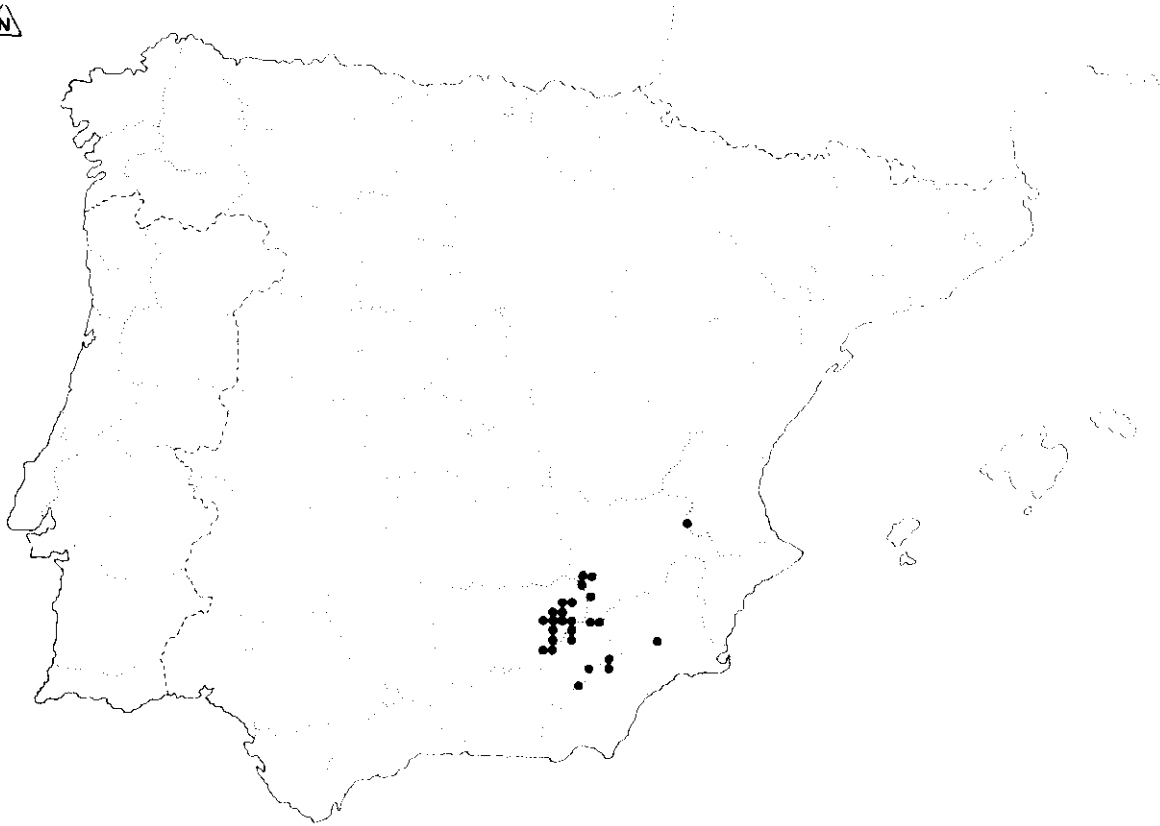


**Figura 2.** Material de *S. camposii* Boiss. & Reuter subsp. *leptophylla* (Willk.) D.A. Webb.





Variedad foliar de *S. camposii* subsp. *leptophylla* (Willk.) D.A.Webb



Distribución de *S. camposii* subsp. *leptophylla* (Willk.) D.A.Webb según el material estudiado.

GRANADA: Huéscar, Sierra de la Sagra, 30SWG39, 1800 m, roquedo calizo, Molero Mesa & Negriño, 13-VII-1979, MA 323491. La Losa, Sierra de Guillimona, 30SWH3606, fisuras en calizas, M.Luceño, 21-VII-1984, MA 489973. La Sagra, -30SWH30, Gros, 23-VI-1921, 253, BC 23594; ibídem, 14-VII-1955, MA 203867; ídem, MA 323467. Puebla de Don Fabrique, cuerda de los Mirabeles, -30SWH30, 1800 m, limestone table land, open heavily grazed community with rock outcrops, P.F.Cannon, P.R.Crane, S.L.Jury & D.M.Moore, 5-VII-1979, SEV 52229. Sierra Sagra, -30SWH30/WG39, 1800 m, rochers calcaires, E.Reverchón, VI-1906, MA 52808. Sierra Sagra, -30SWH30/WG39, 1700 m, rochers escarpés et calcaires, E.Reverchon, VI-1907, 1159, G. Sierra de Orce, -30SWG56, 1600 m, en roquedo calizo vertical orientado al norte, Fco. Gomiz, 29-VI-1986, BC 659922. Sierra de la Sagra, -30SWH30/WG39, J.Borja, VII-1953, G; ibídem, VII-1900, G. Sierra de la Sagra, -30SWH30/WG39, 1800 m, rochers calcaires escarpés, E.Reverchon, VII-1900, G. Sierra de la Sagra, -30SWH30/WG39, 1900 m, roquedos calizos, E.Fuertes, M.Ladero & C.Navarro, 13-VII-1978, MA 309462; ídem, MA 210826. descenso de la Sierra de la Sagra hacia el cortijo de Viana, 30SWH3703, 1900 m, firmes calizos, E.Valdés-Bermejo & S. Castroviejo, 19-VII-1977, 2526EV, MA 323512.

JAEN: Castellón de Aroca, -30SWH22, Benedí, Blanché, Molero & Vallès, 24-VI-1983, G 286196. Chorreaderos, -30SWG19, M.Blanco, 1851, G. Padrón de Bienservida, 30SWH4163, rocas calizas, J.M.Herranz, 12-VI-1983, MA 325387. Santiago de la Espada, las Palomas, 30SWH2711, 1890 m, calizas, C.Fernández & J. Cobos, 13-VII-1985, 85-1626, MA 323645. Santiago de la Espada, Sierra de Empanadas, -30SWG19, 1700-1960 m, in rupibus calcareis, A.Charpin, J.Fernández Casas & F.Muñoz Garmendia, 22-VII-1978, 15120AC, G 157998. Santiago de la Espada, proximidades del pueblo, -30SWH31, rocas calizas verticales, Fernández Casas, 29-I-1971, MA 326894. Segura de la Sierra, cima del Yelmo, 30SWH2934, 1800 m, calizas, C.Fernández & J.Cobos, 14-VII-1985, JAEN 851800. Sierra de Aroca, Benedí, Blanché, Molero & Vallès, 24-VI-1983, G 286196. Sierra de Cazorla, pico Blanquillo, 30SWH11, 1800 m, in rupibus calcareis verticalibus, Fernández Casas & M.E. Sánchez García, 11-VI-1976, 1209 FC, BC 626475; ídem, 1209FC, MA 326896; ídem, 1209, G 135952. Sierra de Segura, Heywood, MA 191991; ibídem, 17-VI-1850, G. Sierra de Segura, 1700 m, les rochers escarpés et calcaires, E.Reverchón, VI-1906, 1159, MA 52801; ibídem, en les rochers escarpés et calcaires, E.Reverchon, VI-1906, 1159, G. Sierra de Segura, Cinglos de la base del Yelmo, -30SWH33, Borja, Galiano & Rivas, 12-IX-1954, SEV 1702. Sierra de Segura, Pontones, 30SWH31, 1500 m, en grietas de calizas, S.Pajarón, 18-VII-1986, 1758, MA 489972. Sierra de la Cabrilla, -30SWG19, J.A.Devesa, T.Luque & C.Romero, 2-VI-1981, SEV 74792. Sierra de la Cabrilla, Carilarga, -30SWG19, en riscos, Cuatrecasas, 16-VI-1928, MAF 51384. Sierra del Castril, -30SWG19/WG19, Cuatrecasas, 13-VII-1926, 2170, MAF 51385. Macizo de Segura-Cazorla, Quesada, ladera NW de la Loma del

Rayal, 30SWG0083, 1750 m, C.Cebolla, M.A.Rivas Ponce & C.Soriano, 9-IV-1983, 849, MA 457078. Macizo de Segura-Cazorla, Santiago de la Espada, Calar de las Palomas, 30SWH2611, 1800 m, C.Soriano, 3-VI-1983, 853, MA 457079. Macizo de Segura-Cazorla, Villacarrillo, Sierra de las Villas, Lancha Escalera, 30SWH0813, 1550 m, calar, C.Soriano, 17-VIII-1985, 850, MA 457058. Macizo de Segura-Cazorla, Santiago de la Espada, alrededores de Poyotello, 30SWH3221, 1360 m, escarpes sobre el valle del río Segura, C.Soriano, 2-XI-1984, 856, MA 457036. Macizo de Segura-Cazorla, Cazorla, Sierra de la Cabrilla, 30SWG1593, 1960 m, fisuras en calizas microcristalinas, Muñoz Garmendia & Soriano, 23-IX-1975, 2806, MA 481513. Macizo de Segura-Cazorla, Pontones, cerro Aroca, 30SWH2825, 1530 m, pináculos rocosos, C.Soriano, 5-VII-1985, 854, MA 457075. Macizo de Segura-Cazorla, La Iruela, sobre el salto de los Organos, 30SWH1602, 1360 m, roquedo de calizas microcristalinas, Muñoz Garmendia & Soriano, 30-V-1976, 2808, MA 481515. Macizo de Segura-Cazorla, Pontones, junto carretera de Santiago de la Espada, 30SWH3118, 1560 m, roquedo de calizas microcristalinas, C.Soriano, 6-VII-1985, 855, MA 457057. Macizo de Segura-Cazorla, Villanueva del Arzobispo, Sierra de las Villas, 30SWH1224, 1100 m, roquedos calizos, C.Soriano, 18-IV-1984, 852, MA 457037. Macizo de Segura-Cazorla, La Iruela, sobre los Organos, 30SWH1602, 1340 m, roquedos de calizas microcristalinas, F.Muñoz Garmendia & C.Soriano, 30-V-1976, 851, MA 457092. Sierra de Cazorla, pico Blanquillo, 30SWH11, 1800 m, in rupibus calcareis verticalibus, Fernández Casas & Sánchez García, 11-VI-1976, 1209, MAF 102075. Pico de la Sarga, Padrón de Bienservida, 1700 m, in fissuris rupium, Cuatrecasas, 3-VII-1923, BC 23592.

MURCIA: Sierra de Espuña, 1180-1350 m, E.Huguet del Villar, 14-IV-1939, 298, MAF 60478. Sierra de Espuña, Morrón de Espuña, -30SXG2993, in fissuris rupium calcarearum, C.Vicioso, 23-VI-1947, MA 52797. Sierra de Moratalla, Revolucioneros, -30SWH61, 1850 m, in rupibus calcareis verticalibus, A.Charpin & J.Fernández Casas, 15-VII-1974, G 10472. Pico Revolucioneros, 30SWH61, 1850 m, in rupibus calcareis verticalibus, A.Charpin & Fernández Casas, 15-VII-1974, MA 326893.

VALENCIA: East of Albacete, Sierra Palomera, -30SXJ52, 1200 m, D.J.Goyder & S.L.Jury, 17-IV-192, 57, MAF 128717.

## DISCUSION

WILLKOMM (1880: 113) admite este taxon como única variedad de *S. camposii*, pero no parece distinguirlo claramente ni de *S. willkommiana* ni de *S. canaliculata*; el mismo criterio fue adoptado por ENGLER & IRMSCHER (1916: 329), quienes, de forma

más acertada, lo confinan a Andalucía. Asimismo, dentro de esta especie LUIZET (1917: 106) consideró 4 formas.

WEBB (1963: 204) fue el primer autor que propuso el *status* subespecífico para este taxon, para después (WEBB & GORNALL 1989: 217, 1993: 455) rebajarlo al rango varietal.

Nosotros creemos que dicho taxon posee la suficiente entidad taxonómica para ser considerado como subespecie. Además de que los caracteres morfológicos son inequívocos, tan solo hemos observado algunas localidades levemente conflictivas en el área de contacto de ambas subespecies.

Por otra parte, hemos creído conveniente colocar este taxon junto a *S. canaliculata*, pues presenta mayores afinidades morfológicas que la subespecie tipo.

### 3. *S. camposii* Boiss. & Reuter, Pugillus: 47 (1852) subsp. *camposii*

— *S. camposii* forma *typica* Luizet, *nomen inval.* in Bull. Soc. Bot. Fr. 64: 106 (1917)

**Indicación locotípica:** "Hab. in rupibus montis Sierra de Loja regni Granatensis ubi detexit amicis Don Pedro del Campo Granatensis, anno 1849".

**Iconografía:** ENGLER & IRMSCHER (1916, figura 74); WILLKOMM (1881–1885, lámina 32).

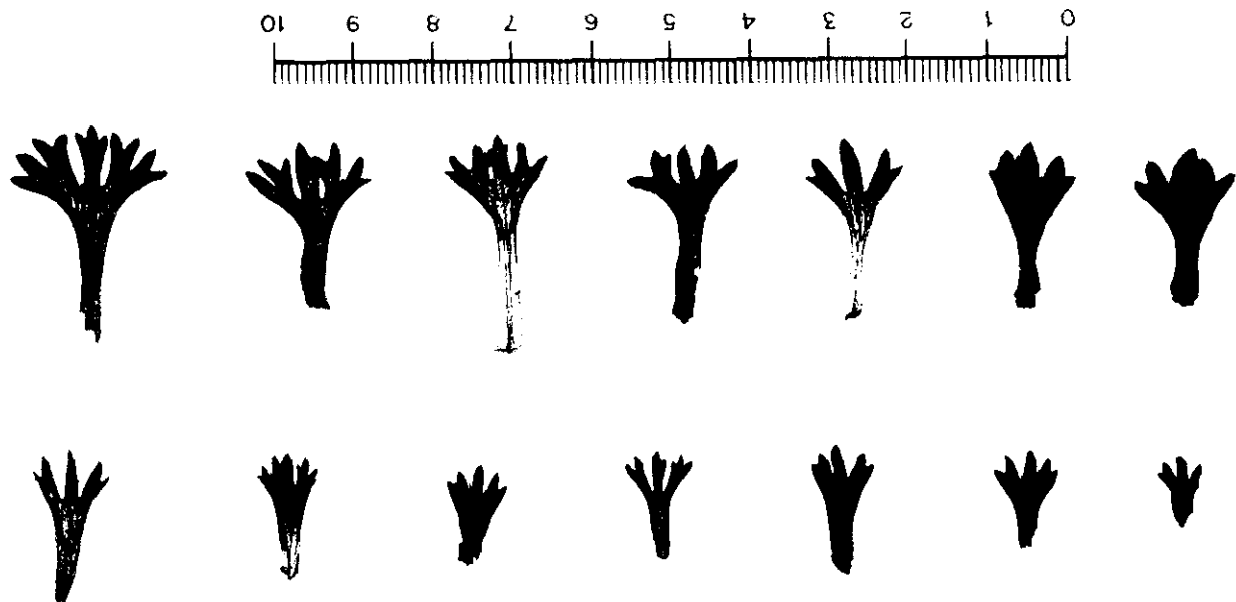
**Material tipo:** "Bourgeau, Plantes d'Espagne, 1864. Saxifraga willkommiana; Bois. mscr. herb. E. Bourgeau 2647", **G** (lectótipo !); lectotipificación propuesta por WEBB & GORNALL (1989: 220).

**Descripción:** **Planta** laxamente cespitosa, glabra, viscosa, con numerosas glándulas inmersas que le confieren olor balsámico en verano. **Hojas** de 15–30(40) x (7)9–13(25) mm, con lámina difícilmente distinguible del pecíolo, coriáceas, que al envejecer tornan a marrón con rapidez. Lámina de contorno entre cuneado y cuneado-flabelado —en ocasiones flabelado—,

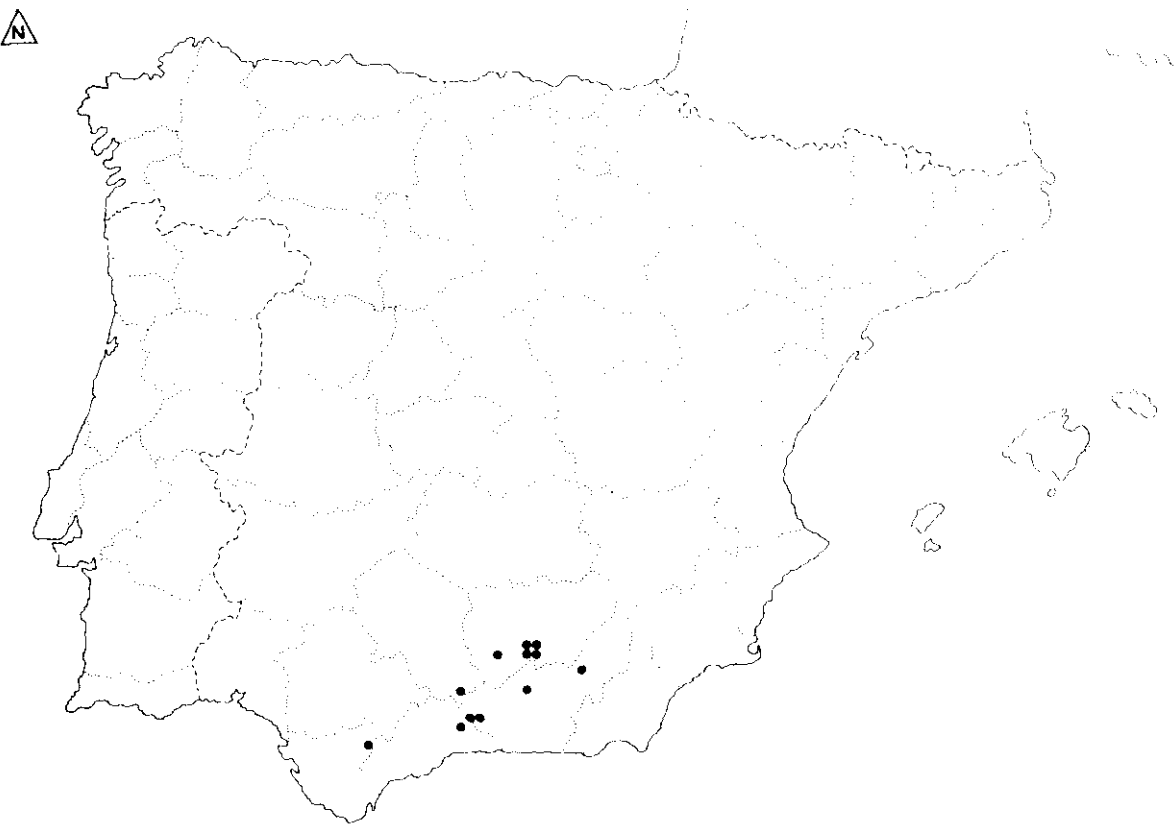
de margen ligeramente revoluto, con (3)5–7(11) segmentos, lanceolados, acuminados y sin surco —en ocasiones algunas hojas presentan un surco acanalado incipiente sobre los segmentos—; segmento central de 4–6(12) mm de longitud y de 1–2(2,5) mm de anchura en la parte media, generalmente indiviso; los laterales bifidos. Pecíolo de 2–3 mm de anchura en su parte media, algo más largo que la lámina, con un surco acanalado longitudinal originado por engrosamiento de los márgenes hacia el haz. **Tallos floríferos** de hasta 20 cm, terminales, erectos. Pie de la inflorescencia de longitud 1–2 veces la de la inflorescencia, con 2–4 hojas indivisas o divididas en 3 segmentos. **Inflorescencia** en panícula ovoidal o corimbiforme, compuesta por unas (3)6–13(19) flores; brácteas generalmente indivisas. **Flores** con hipanto y cáliz provistos de glándulas sésiles. Sépalos de 2–4 mm de longitud, triangulares, acuminados o atenuados con un apículo. Pétalos de (6)7(10) x (3)4(5) mm, obovados, blancos. Cápsula globosa —en ocasiones ovoidal—. **Semillas** de 0,5–0,9 x 0,25–0,45 mm, con ornamentación compuesta por micropapilas homogéneamente distribuidas y macropapilas distribuidas con mayor profusión en la zona distal.

**Distribución:** endemismo de los Sistemas Bético y Penibético. En VALDES & AL. (1987: 18) aparece publicado un mapa parcial de distribución.

**Hábitat:** roquedos calizos entre 1200–1900 m.

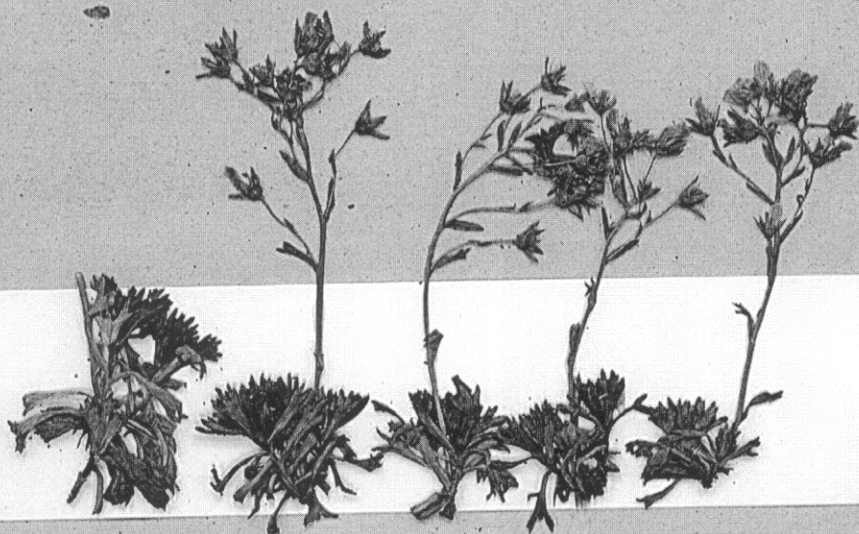


Variabilidad foliar de *S. camposii* Boiss. & Reuter subsp. *camposii*



Pizorro88

Distribución de *S. camposii* Boiss. & Reuter subsp. *camposii* según el material estudiado.



*Saxifraga camposii* Boiss. & Reuter.  
 affinis *S. caespitosa* et *pendulocarpa* a quibus differt  
 plantulis et rosetulis brevibus prostratis foliulis  
 propter brevem et prostratam ramulorum aculeatissimis  
 an *S. latifolia* Boiss. & Reuter?  
 la *S. pendulocarpa* a *S. caespitosa* plus petites pl.  
 grandes les foliules plus les rosettes plus aculeates  
 la base et apice brevissimes long. latissimes.  
*S. tripartita* Boiss. & Reuter. inf. prostratis la  
 base et apice brevissimes long. latissimes.

Conservatoire botanique, Genève  
 Herbarier BOISSIER, séries n'ayant pas  
 servi à la rédaction du  
 Flora Orientalis

BOISSIER ET REUTER.  
 Iter Algeriensi-Hispanicum.

*Saxifraga Camposii* Boiss. & Reuter.

Hispania. legor.  
 Sierra de Loja, ubi Jun. 1849.  
 cum S. Boiss. & Reuter.

[m. Boiss.]





**Material estudiado:**

CADIZ: Sierra de Grazalema, 30STF87, sur les rochers calcaires, E.Reverchon, 21-VI-1890, 461, G; ibídem, 22-VI-1890, 461, G.

CADIZ/MÁLAGA: Sierra de Ronda, 30SVG57, Benedí, Blanché, Molero & Vallès, 26-VI-1983, G 286199; ibídem, 28-VI-1889, MA 52799; ídem, G.

CORDOBA: Sierra de Horconera, subida al pico Bermejo, canalizo de Peñalisa, -30SUG83, 1200 m, paredones calizos, muy rara, J.García, I.Fernández & S.Silvestre, 20-V-1982, SEV 80806.

GRANADA: Baza, Cerro Jabalcon, -30SWG1658, région montagneuse inférieure, E.Bourgeau, 28-V-1851, G. Sierra de Harana, cercanías de la Cueva del Agua, 30SVG53, 1600 m, roquedos calizos, Molero Mesa, Pérez Raya & Casares, 16-VI-1982, MA 323599. Sierra de Loja, -30SUG90/VG00, Campo, MA 52796; ibídem, VI-1849, G; ibídem, 1849, G; ibídem, 17-VI-1864, G. Sierra de Loja, -30SUG/VG00, 1500 m, B.Díez Garretas & A.Asensi, 8-VI-1990, MGC 30237. Sierra de Loja, -30SUG90/VG00, 1480 m, B.Díez Garretas & A.Asensi, 8-VI-1990, MGC 30236. Sierra de Loja, -30SUG90/VG00, 1500 m, B.Díez Garretas & A.Asensi, 30-V-1991, MGC 31942. Sierra de Loja, fuente del Espino, -30SUG90, 4000 pies m, Campo, VI, 36, BC 659126. Sierra de Loja, paredón frente Víboras, -30SUG90, en fisuras de rocas calizas, G.Marin, O. Socorro & F. Esteve, 7-V-1977, MA 416512. Sierra de Loja, près de la Fuente de Espinosa, -30SUG90, P. del Campo, 13-VI-1852, G. Sierra de Loxa, -30SUG90/VG00, P. del Campo, VI, 41, G. Loja, Sierra de Loja, 30SUG9805, 1400 m, fisuras de calizas, Vargas, 23-IV-1992, 2958PV, MA. Zújar, pico Jabalcón, -30SWG15, calizas, E.Fernández Galiano & al., 5-VII-1975, SEV 75557. Entre Granada et Malaga, Sierra de Loja, -30SUG90/VG00, Reuter, 1851, G.

JAEN: Cerro de Javalcuz, -30SVG2676, 1400 m, Cuatrecasas, 28-V-1928, 289, MAF 51386. Máгина Oriental, -30SVG67, 1900 m, in fissuris rupium calcarearum, Cuatrecasas, 5-VII-1925, BC 23580. Sierra de Jabalcuz, -30SVG27, 1400 m, Lacaita, 28-V-1928, 289/28, MA 52800. Sierra de Máгина, 30SVG57, 1700-1800 m, Benedí, Blanché, Molero & Vallès, 26-VI-1983, G 286199. Sierra de Máгина, Almadén, -30SVG57, 1900 m, Fernández Casas, 4-VII-1973, MA 326897. Sierra de Máгина, Barranco del Tejuelo, caño del Aguadero, -30SVG67, 1700 m, in rupestr., Cuatrecasas, 30-VI-1925, MAF 51383. Sierra de Máгина, La Mata, -30SVG57, Cuatrecasas, 29-VI-1926, BC 23569. Sierra de Máгина, Ponce NW, -30SVG57, 1500 m, in rupestribus calcareis, Cuatrecasas, 23-VI-1925, MA 52804. Sierra de Máгина, barranco del Mosquito, -30SVG68/VG67, 1600 m, Cuatrecasas, 6-VI-1925, BC 23579. Sierra de Máгина, peñascos del Serrate, Cort. de los Prados, -30SVG57, 1500 m, Gros, 29-V-1926, MA 52806. Macizo de Máгина, vertiente NO de Cárcelos hacia Torres, -30SVG57, 1300 m, Cuatrecasas, 23-VI-1925, BC 23568. Sierra de Máгина, Aznatín decliv. E. loc. dict. torcales, -30SVG58, 1710 m, in rupestribus calcareis, Gros, 20-VI-1926, BC 23583.

MÁLAGA: Sierra de Afarnate, Gros, 26-VI-1919, 653, BC 23588. Sierra de Alfarnate, -30SUF89, E.Gros, 26-VI-1919, MA 52803.

**DISCUSION**

Aunque la mayor parte de los autores aceptaron *S. camposii* en rango específico con algunas variedades, CAMARA (1955: 299) consideró que se trataba de una simple variedad de *S. paniculata* Cav. (véase *S. fragilis* subsp. *paniculata*).

Se trata de una especie bien caracterizada, con rasgos morfológicos menos afines a *S. canaliculata* que los de la subespecie *leptophylla*.

**4. *S. fragilis* Schrank, Pl. Rar. Hort. Monac., tab. 92 (1821) subsp. *fragilis***

= *S. corbariensis* Timb.-Lagr. in Mém. Acad. Sci. Toulouse ser. 7, 7: 469 (1875) = *S. geranioides* L. var. *corbariensis* (Timb.-Lagr.) Gaut., Cat. Fl. Pyrénées-Orientales: 191 (1897) = *S. geranioides* subsp. *corbariensis* (Timb.-Lagr.) Rouy & Camus, Fl. France 7: 50 (1901) = *S. paniculata* Cav. forma *corbariensis* (Timb.-Lagr.) Luizet in Bull. Soc. Bot. France 65: 100 (1918) = *S. cuneata* Willd. subsp. *corbariensis* (Timb.-Lagr.) G.Mateo & M.B.Crespo in Fontqueria 24: 7 (1989)

= *S. tremolsi* Pau ex Cadevall in Mem. Real Acad. Ci. Barcelona 2: 132 (1896) = *S. paniculata* Cav. forma *tremolsi* (Pau ex Cadevall) Luizet in Bull. Soc. Bot. France 65: 100 (1918) = *S. trifurcata* Schrader var. *tremolsiana* (Pau) Pau ex Rothmaler in Cavanillesia 7: 116 (1935)

= *S. paniculata* Cav. var. *angustisecta* Pau, in Actas Soc. Esp. Hist. Nat. 25: 125 (1896) = *S. trifurcata* Schrader var. *angustisecta* (Pau) Pau ex Rothmaler in Cavanillesia 7: 115 (1935)

Indicación locotípica: "Ignota"

**Iconografía:** SCHRANK (1821, lámina 92); ENGLER & IRMSCHER (1916, figura 73); WEBB (1975, lámina 701); BOLOS & VIGO (1984: 328).

**Material tipo:** "...*Saxifraga fragilis* nob. *Saxifragae hypnoidis* nomine in H.Argent. 1791 Mayo falso ...", **M** (isótipo); lectotipificación propuesta por WEBB & GORNALL (1989: 215).

**Descripción:** **Planta** laxamente cespitosa, glabra, viscosa, con numerosas glándulas inmersas que le confieren olor balsámico en verano. Hojas de (15)25–40(50) x (7)10–20(25) mm, con lámina fácilmente distinguible del pecíolo, más o menos coriáceas, que al envejecer tornan a marrón con rapidez. Lámina de contorno entre flabelado y circular, de margen ligeramente revuelto, con (5)7–11(19) segmentos, de lineares a linear-elípticos, agudos o subagudos y sin surco —en ocasiones algunas hojas presentan un surco acanalado incipiente sobre los segmentos—; segmento central de aproximadamente 5–13 mm de longitud y de (0,5)1–1,5(2,5) mm de anchura en su parte media, generalmente trifidos; los laterales divididos a su vez en 2–6 segmentos. Pecíolo de aproximadamente 1 mm de anchura en la parte media, generalmente de longitud 2–3 veces la de la lámina, con un surco acanalado longitudinalmente originado por engrosamiento de los márgenes hacia el haz. **Tallos floríferos** de hasta 25 cm, terminales, erectos. Pie de la inflorescencia de longitud 1–3 veces la de la inflorescencia, con (0)1–2 hojas divididas en 3–5(7) segmentos. **Inflorescencia** en panícula ovoidal o corimbiforme, compuesta por 10–15 flores; brácteas generalmente divididas en 3 segmentos. **Flores** con hipanto y cáliz cubiertos de glándulas sésiles. Sépalos de (1)2–3(4) mm de longitud, de lineares a linear-trianguulares, de subagudos a agudos. Pétalos de (6)7–8(10) x (2)3–4(5) mm, obovado-espatulados, blancos. Cápsula globosa —en ocasiones ovoidal—. **Semillas** de 0,4–0,75 x 0,2–0,45 mm, con ornamentación compuesta por micropapilas homogéneamente distribuidas y frecuentemente con cortas macropapilas distribuidas con mayor profusión en la zona distal.

**Distribución:** endemismo de sierras del cuadrante nororiental de la Península Ibérica y Corbières (Francia). Aparece un mapa en BOLOS & VIGO (1984: 328).

**Hábitat:** roquedos calizos entre 300–2350 m.

#### **Material estudiado:**

**BARCELONA:** Cardona, prope fontem "del Teie" dictum, —31TCG94, 800 m, in ruestribus calc., Font Quer, 26–V–1942, BC 93642. Montcau, —31TDG11, 850 m, peñascos, Font Quer, 7–V–1910, BC 23842; ibídem, 26–V–1912, BC 23843. Montcau, pr. Barcelona, —31TDG11, 850 m, peñascos, Font Quer, 26–V–1912, MA 52791. S. Llorens del Munt, —30TDG11, rocas de la meseta, J. Cadevall, VI, BC. San Llorens del Munt, F.Trèmols, V–1882, BC 654978; ibídem, VI, MA 52769; ibídem, VI–1896, BC 638216. Sant Llorens del Munt, p. la Cova del Drach, in petrosis, Trèmols, V–1882, BC 659235. Sant Llorens del Munt, damunt Sta. Agnès, 900 m, roques ombrivols, entre les moltes, A. & O.Bolòs, 1–IV–1947, BC 101563. Massif du S. Lorenzo, 1000 m, rochers calcaires, Cadevall, J.Soulié & F.Sennen, 1–VI–1913, MA 177762, 52790.

**CASTELLON:** Tenencia de Benifasar a San Miguel de Espinalba, C.Pau, VII–1918, MA 52836. Castillo de Morella, —30TYL4400, en *Asplenietea*, en la umbría, VIII–1898, MA 52841. El Bojar, 31TBF5507, 1100 m, muros, G.Mateo, 8–V–1988, MA 440252. Fredes, 31TBF61, 1200 m, roquedos calizos, J.Mansanet & G.Mateo, 16–VI–1979, MA 323688. Fredes, Corrochar?, Peñarroya, etc. etc., fregueres in fissuris rupium, C. Pau, VI–1917, MA 52828. Fredes, "Bocablanca", —31TBF61, in fissuris rupium, C.Pau, 25–VI–1917, MA 52838. Morella, castillo de Morella, exposición N, 30TYL4400, 900 m, fisuras de roquedos calizos, Vargas, 10–IV–1993, 3147PV, MA. Cercanías de Fredes, —31TBF61, 1000 m, rocas calizas, Font Quer & I.Hellín, 16–VI–1946, MA 341629, MAF 51428. **GERONA:** Montagne de Cabrera, —31TDG55, 1250 m, F.Sennen, VII–1910, MA 52789. Roca-corva, —31TDG75, Costa, VI–1848, MA 153054.

**HUESCA:** Aisa, garganta de Aisa, 30TXN9936, 1950–2350 m, pastos, gleras, cantiles y neveros, P.Montserrat, 13–VIII–1985, JACA 284685. Aso de Sobremonte, monte de Aso, 30TYN1426, 1900–1950 m, peñascos mallat n solana, P.Montserrat, 14–VIII–1968, JACA 402168.



REVISIÓN PARA "FLORA IBERICA"

*Saxifraga fragilis* Schrank subsp.  
*fragilis*

Det.-REV. P. Vargas

octubre 1993.

HERB. MORT. RFS. MAYRIT.

487270

MA

FLORA IBERICA

SAXIFRAGACEAE

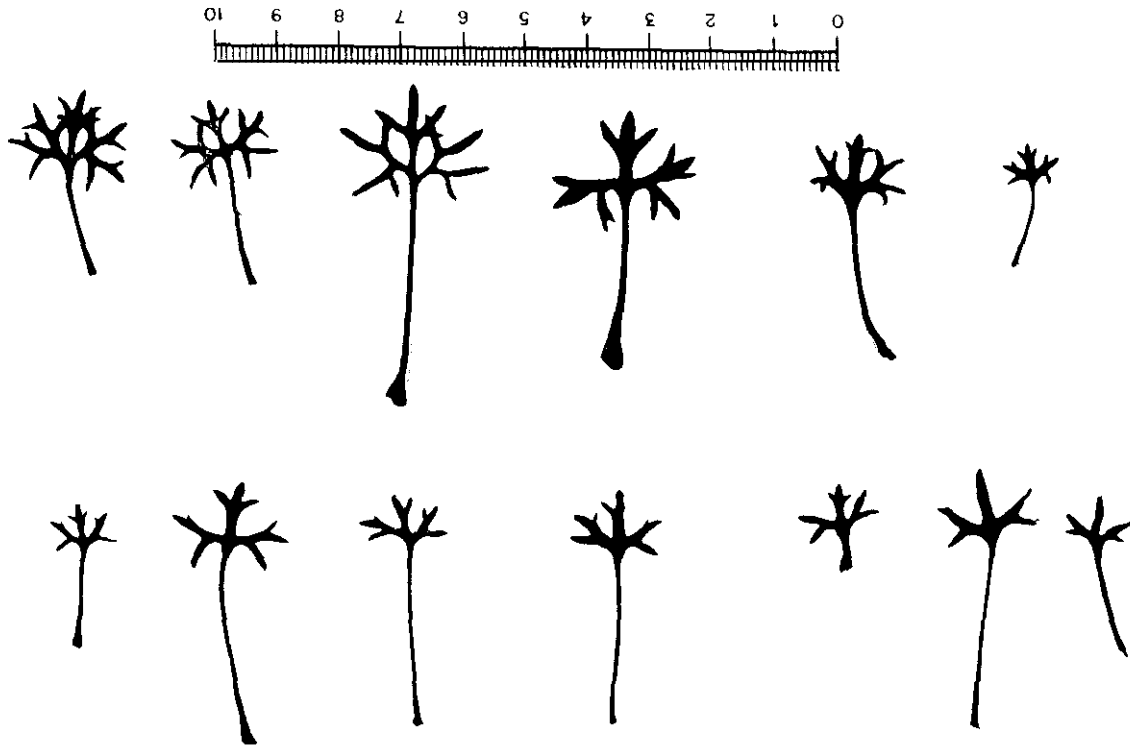
*Saxifraga corbariensis*

TARRAGONA, Baix Camp: Prades, carretera  
Foblet - Prades, c. límite comarcal,  
317CF927B, c. 1000 m, arcosas, 30-V-1989, J.  
Pedrol 4034 JP.

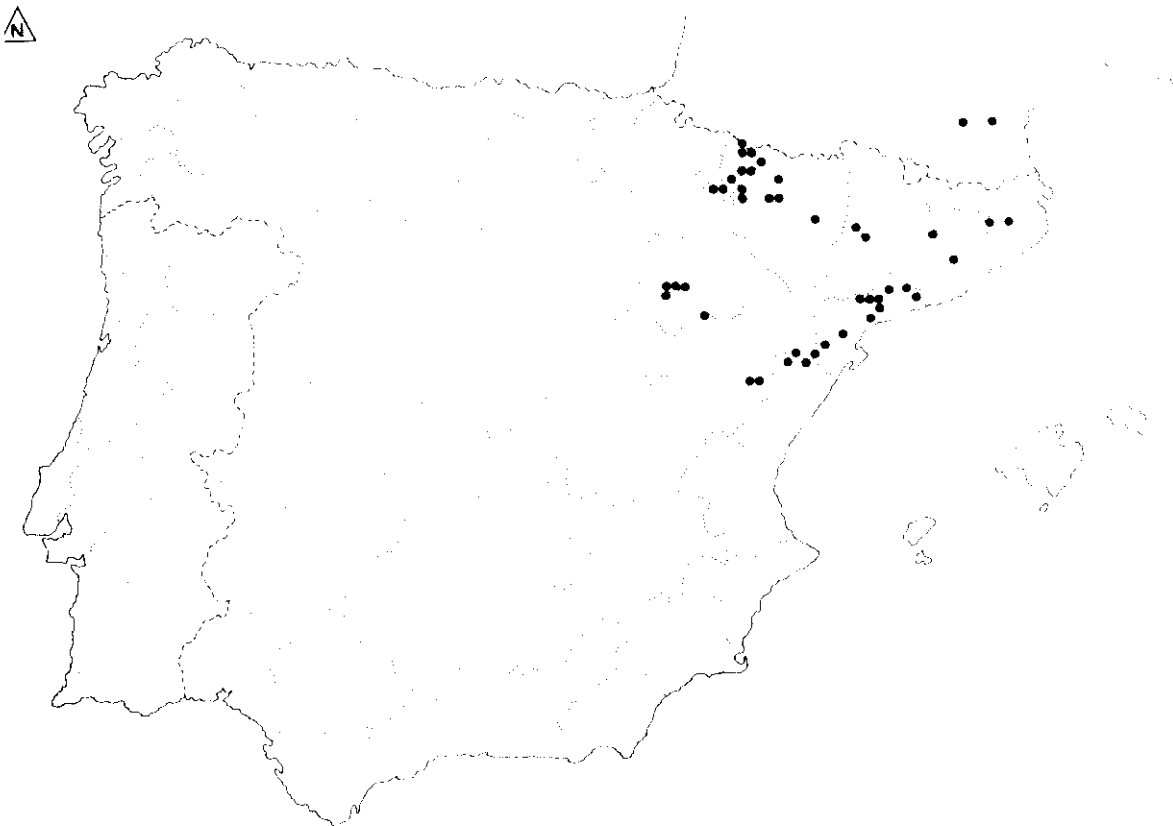
(1/3)

Figura 4. Material de *S. fragilis* Schrank subsp. *fragilis*.





Variabilidad foliar de *S. fragilis* Schrank subsp. *fragilis*.



Pizzorno

Distribución de *S. fragilis* Schrank subsp. *fragilis* según el material estudiado.

Asso del Sobremonte, -30TYN12, 1400 m, peñasco calizo, Fernández Casas & L.Villar, 23-VI-1970, MA 326920. El Grado, bajo el Pantano de Barasona, gargantas del río Esera, 31TBG7666, 360 m, gargantas, P.Montserrat, 16-V-1971, JACA 164471. Fiscal, desde Bco. Berroy hasta "Cueva de Alcandre" cerca cdo. Petralba, 30TYN3306, 1300-1560 m, hayedo explotado con mucho *Acer opalus*, L.Villar, 29-VII-1986, JACA 509386. Hecho, castillo de Acher, 30TXN9044, 2100 m, cantil y pie cantil calizo orientado al Norte, fisurícolas y glareícolas, L.Villar, 29-VIII-1975, JACA V172275. Jaca, Oroel, 30TYN0111, 1300-1500 m, cantil, P.Montserrat & G.Montserrat, 10-VI-1984, JACA 41584. Jaca, San Juan de la Peña, San Salvador, 30TXN8809, 1500 m, L.Villar, 18-VI-1980, JACA 164480. Jaca, entre Stª Cruz de Serós y S. Juan de la Peña, 30TXN9010, 940 m, fisuras de conglomerados, R.García Adá, G.López & M.Luceño, 2-VI-1987, 6487ML, MA 519245. Jaca, près du refuge d'Oroel, -30TYN01, 1180 m, falaise calcaire ombragée, P.Montserrat, 17-VI-1971, MAF 95402. Peña Oroel, -30TYN01, A. de Bolós, VI-1942, BC 93753. Pontón de Guara, 30TYM2986, 1800 m, parte baja, cantiles cerca punta superior gran glera, umbría, P.Montserrat, 6-VIII-1968, JACA 373368. Puntón de Guara, -30TYM28, 1800 m, umbría, Losa & Montserrat, 14-VI-1947, BC 108026. Sierra de Guara, ?30TYM28, borde de caminos, Losa España & Montserrat, 14-VI-1947, MA 327003. Sierra de Guara, subida a la Cabeza, 30TYM3586, 1800 m, J.M.Montserrat, 19-V-1981, BC 672961. Villa a, La Trapa, cara W-NW, 30TYN0431, 1600-1700 m, cantiles sombríos, pie de cantil pedregoso y de rea incendiada, P.Montserrat & L.Villar, 3-VIII-1978, JACA 294878. Castillo de Loarre, patio entrada, 30TXM9787, 1050 m, P.Montserrat, 10-IV-1971, JACA 45671. Cumbre de Loarre, -30TXM99, 1500 m, I.Alós, M.Romero & P.Cantó, 16-VII-1980, MAF 107252. Sierra de Guara, Nocito, Barranco de Fuente Esp tula y Bco. Las Cañatas, 30TYM2886, 1300-1450 m, umbría, crestón seco y majada, J.M.Montserrat, 19-VII-1982, BC 672951. Mirador de la Peña Oroel, 30TYN0312, 1140 m, conglomerados silíceos, A.Barra, G.López & G.Nieto, 20-V-1982, 3036 GF, MA 323699.

LERIDA: La Noguera, obaga del Mont-Roig, 31TCG2140, 900 m, A.M.Romo, 18-VI-1984, BC 660275. Montsec d'Ares, barranc de la Vega, 31TCG1857, 1400 m, fissures de roca, A.M. Romo, 19-VI-1979, BC 658816.

LERIDA/TARRAGONA: Sierra la Llena, -31TCF27, ad rupes, J.Gort, 11-V-1876, MA 153052, 53081; ídem, BC 23601, BC 23600.

TARRAGONA: Arnés, puertos de Tortosa y Beceite, barranco Gregola, 31TBF7225, 900-1100 m, roquedos calizos, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 10-VII-1990, 585-90, MA 493569. Baix Camp, Prades, carretera Poblet-Prades, c. límite comarcal, 31TCF3278, 1000 m, arcasas, J.Pedrol, 30-V-1989, MA 487270. Creu de Santos, -31TBF93, 900 m, in rupibus umbrosis, Font Quer, 28-VI-1918, BC 81754. Horta de San Juan, puertos de Tortosa y Beceite, Toseta Blanca, 31TBF7226, 1100 m, crestas rocosas, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 11-VII-1990, 582-90, MA 493570. La Foya, c. Alfara,

-31TBF72, 1000 m, peñascos calizos, Font Quer, 15-VI-1915, 58, MA 52787. La Miranda, Llaerveria, 31TCF25, 910 m, fissurs blocs calcaris, R. Folch, 19-VI-1973, BC 627734. La Pena, -31TCF48, in fissuris rupium calcarearum, P.Montserrat & C.Vicioso, 19-XI-1947, BC 140141. Montsant, -31TCF27, 1000 m, Font Quer, 25-VI-1918, BC 81752. Ports de Tortosa, Caro, -31TBF72, 1230 m, in rupestribus calc., Font Quer, 25-VI-1918, MA 52829. Puertos de Tortosa, Tosa de Caro, -31TBF72, 900 m, Fernández Casas, 24-V-1974, MA 393773; ídem, MA 327039. Puertos de Tortosa, Tosa de Caro, 31TBF72, 1100 m, in rupestribus calcareis, Fernández Casas & Muñoz Garmendia, 16-VI-1978, 2320 FC, MA 409380. Serra Llarga, Muntanyes de Prades, A.M.Hernández, 15-IV-1970, MGC 1671. Serra Llena, Muntanyes de Prades, -31TCF27, A.M.Hernández, 15-IV-1970, MGC 1671. Sierra del Montsant, subiendo a la roca Corbatera, -31TCF27, 1000 m, en roquedos calizos, Fernández Casas & Molero, 18-V-1975, 69FC, MA 314340. Ad oppidulum La Mussara, -31TCF36, 975 m, in arenosis calcareis, F.Masclans, 7-VI-1954, BC 140144. Cumbre del Montsant, -31TCF17, rocas umbrosas, Cadevall, 29-V-1910, BC; ídem, BC. La Creu de Santos, en Cardó, -31TBF93, 950 m, rocas calcáreas sombrías, Font Quer, 9-VI-1946, MA 341631, MAF 51427. Montis Montmell, supra Aiguaviva, -31TCF77, 550 m, in saxosis calc., Font Quer, 21-V-1944, BC 94312. Supra Montagut, -31TCF68, in rupibus cacuminis, Font Quer, 18-VI-1933, BC 81784. Supra l'Esplugu, La Pena, -31TCF48, Font Quer, VI-1931, BC 81782. Vallis El Tillar, 750 m, in rupibus calcareis, E. Batalla, 25-V-1953, BC 140151.

TERUEL: Cantavieja, -30TYK18, in rupibus, Loscos, 13-VI-1877, BC 97390, MAF 51661-4. Monroyo, 30TYL51, Loscos, 1883, MA 52839. inter oppidula Villarroya de Pinares et Fortanete, 30TYK08, 1650 m, in rupibus rupestribusque calcareis, Fernández Casas & Muñoz Garmendia, 15-VI-1978, 2310 FC, MA 409496.

TERUEL/TARRAGONA: Ports de Tortosa, La Cruella?, 1350 m, in rupestribus calc., Font Quer, 20-VI-1917, BC 23539. Ports de Tortosa, Serressoles, 1300 m, in fissuris rupium calc., N. A. & O. de Bolós, L. de Torres & J. Vigo, 2-VII-1962, BC 149053. Ports de Tortosa, l. Els Pons, 1000 m, fissuris rupium, Font Quer & Rothmaler, 18-VI-1935, BC 84385.

ZARAGOZA: Calatayud, -30TXL17, rochers, C. Vicioso, 11-V-1910, MA 52834. Calatayud, Campiel, -30TXL18, Vicioso, III-1896, MAF 63109; ibídem, 30-V-1910, MA 52835; ibídem, III-1894?, 238, MA 153082. Calatayud, Campiel y Ribota, -30TXL18, rocas, B. Vicioso, V-1893, MA 52835. Calatayud, cumbre de la Sierra de Vicort, 30TXL2582, 1400 m, rocas ácidas, J.Molero & J.M. Montserrat, 24-VI-1979, BC 636684. Calatayud, pista militar a la cumbre de la Sierra de Vicort, 30TXL2583, 1100 m, talud, Molero & J.M. Montserrat, 24-VI-1979, BC

636689. Herrera de los Navarros, 30TXL55, 1200 m, rodenos al norte, G.Mateo & J.J.Ferrer, 23-VI-1985, MA 465793. Luesia, sierra de Santo Domingo, c. Pigallo, 30TXM69, 1100-1200 m, paredones calizos, J.Pedrol, 26-V-1987, 1827JP, MA 497209. Puerto de Sierra de Algairén, entre Aguarón y Codos, -30TXL37, rocas silíceas negras ultrabásicas (anfíbolitas), Izco, Ladero, Rivas Goday & Rivas Martínez, 14-VI-1969, MAF 97903. Sierra de Sto Domingo, 30TXM79, 1200-1300 m, calizas, J.Pedrol, 20-VI-1987, MA 356604. Sierra de Vicort, -30TXL28, peñascos próximos a la cumbre, C.Vicioso, 8-VII-1906, MA 52843. Sierra de Vicort, Calatayud, -30TXL28, ad rupes umbrosas, C.Vicioso, 30-V-1910, BC 23536. Puerto de la Sierra de Algairén, entre Aguarón y Codos, -30TXL37, rocas silíceas negras ultrabásicas (anfíbolitas), S.Rivas Goday, J.Izco, M.Ladero & S.Rivas, 14-VI-1969, MA 323686.

FRANCIA: Aude, Bessède-de-Sault, gorges de l'Aude, le long de la N 118, 3 km en amont de l'usine de Gesse, 500 m, rochers calcaires, J.Raynal, 2-VI-1975, MAF 96860. Aude, Lous Courredous montis Alaric supra St.-Jean prope Barbaira, in petrosis, E.J. Neyraut, VI-1903, MA 52729. Aude, mt Alaric de Floure, 450 m, calcaire, E.J. Neyraut, 7-VI-1903, MA 52792. Aude, vallon de Bailleurs, au Pas du Rec de B nat, au-dessus Sainte Colombe sur, E.J. Neyraut, 19-V-1912, MA 52793, 424878. Bessède-de-Sault, gorges de l'Aude, long de la N118, 3 Km amont de l usin Gesse, 500 m, rochers calcaires, J.Raynal, 2-VI-1975, 15447, MA 304111. Pirineos Centrales?, Bosque de Conille, A.Asensi, 4-VIII-1978, MGC 5076.

## DISCUSION

Ya desde antiguo, esta planta ha sido mal interpretada por numerosos autores. Inexplicablemente, WILLKOMM (1880: 117) consideró esta planta como mera variedad de *S. geranioides*, lo mismo que ROUY & CAMUS (1901: 49-50); por su parte, ENGLER & IRMSCHER (1916: 328) admitieron la misma subordinación, aunque en el rango subespecífico.

En esta misma línea de confusión, CADEVALL (1896: 132) describió una planta catalana como *S. tremolsi* a partir de una carta de Pau. Posteriormente, CADEVALL (1911: 233) y PAU (1896: 125) muestran un evidente desconcierto taxonómico sobre esta especie y las afines que crecen en Cataluña.

Por otra parte, algunos táxones —que hoy consideramos incluibles en este taxon— fueron descritos o asimilados a *S. paniculata* (véase *S. fragilis* subsp. *paniculata*), nombre que algunos

autores de antaño consideraban nombre específico prioritario por ignorar su ilegitimidad. En esta línea, LUIZET (1918b: 100) admitió dos formas de esta especie que ya habían sido descritas como especies (*S. corbariensis*, *S. tremolsi*).

Posteriormente, ROTHMALER (1935: 115-116) subordina a *S. trifurcata* en rango varietal dos táxones catalanes.

Hasta la síntesis de WEBB (1964: 372) y en sus sucesivas obras (WEBB & GORNALL 1989: 216; 1993: 455) no se delimitó apropiadamente esta planta. Además, el nombre *S. fragilis* de SCHRANK (1821, tab. 92), no fue tenido en cuenta hasta el redescubrimiento de WEBB (1977); en su lugar, el binomen utilizado hasta entonces era *S. corbariensis*.

## 5. *S. fragilis* subsp. *paniculata* (Pau) Muñoz Garmendia & P. Vargas in Anales Jard. Bot. Madrid 47(1): 279 (1990)

= *S. paniculata* Cav., Descr. Pl.: 473 (1802), non Miller (1768) [basiòn.] = *S. trifurcata* Schrader subsp. *paniculata* [Cav.] Pau, Not. Bot. Fl. Españ. 6: 53 (1895)

= *S. valentina* Willk. ex Hervier in Rev. Gén. Bot. 4: 153 (1892) = *S. paniculata* Cav. forma *valentina* (Willk. ex Hervier) Luizet in Bull. Soc. Bot. France 65: 100 (1918) = *S. corbariensis* Timb.-Lagr. subsp. *valentina* (Willk. ex Hervier) Rivas Goday & Borja in Anales Inst. Bot. Cavanilles 19: 383 (1961) — *S. corbariensis* subsp. *valentina* (Willk. ex Hervier) D.A.Webb, *comb. superfl.* in Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 68: 205 (1963) = *S. corbariensis* Timb.-Lagr. var. *valentina* (Willk. ex Hervier) O. Bolós & Vigo in Butll. Inst. Catalana Hist. Nat. 38(1): 66 52(1974) = *S. fragilis* Schrank subsp. *valentina* (Willk. ex Hervier) D.A. Webb in Curtis's Bot. Mag. 180: 186 (1975)

= *S. paniculata* Cav. var. *jabalabrensis* Pau in Actas Soc. Esp. Hist. Nat. 28: 42 (1899)

**Indicación locotípica:** "La vi en los montes de Ayora, Morella y Vistabella en el Reino de Valencia: florece por Junio y Julio, y se conserva en el Jardín Botánico."

**Iconografía:** ENGLER & IRMSCHER (1916, figura 75); FERNANDEZ ARECES (1990, lámina 14).

**Material tipo:** "S. paniculata Cav 1802 ...habitat in monte Palomera. in area Morella 1791 3.Julio 1792", MA 476265 (lectótipo !); lectotipificación propuesta por nosotros (VARGAS 1990: 279).

**Descripción:** **Planta** laxamente cespitosa, glabra, viscosa, con numerosas glándulas inmersas que le confieren olor balsámico en verano. **Hojas** de (10)15–22(35) x (4)9–12(17) mm, con la lámina claramente distinguible del pecíolo, más o menos coriáceas, que al envejecer tornan a marrón con rapidez. Lámina de contorno entre cuneado-flabelado y flabelado, de margen ligeramente revuelto, con (3)5–7(11) segmentos, de linear-elípticos a obovados, obtusos o subagudos y sin surco –en ocasiones algunos segmentos presentan un surco acanalado incipiente–; segmento central de (2)4–6(7) mm de longitud y 1–1,5(2,5) mm de anchura en la parte media, generalmente indivisos; los laterales bifidos. Pecíolo de aproximadamente 1 mm de anchura en la parte media, de longitud igual a 2 veces la de la lámina, con un surco longitudinal originado por engrosamiento de los márgenes hacia el haz. **Tallos floríferos** de hasta 15 cm, terminales, erectos. Pie de la inflorescencia de longitud 1–4 veces la de ésta, con (0)1–2(4) hojas indivisas o divididas en 3(5) segmentos. **Inflorescencia** en panícula ovoidal o corimbiforme, compuesta por 8–12 flores; brácteas indivisas o divididas en 3 segmentos. **Flores** con hipanto y cáliz cubiertos de glándulas sésiles. Sépalos de 3–4 mm de longitud, de linear-trianguulares a linear-ovados, subagudos. Pétalos de (4)6–8(9) x (2)3–4(5) mm, de obovados a espatulados, blancos. Cápsula globosa –en ocasiones ovoidal–. **Semillas** de 0,4–0,75 x 0,25–0,45 mm, con ornamentación compuesta por micropapilas homogéneamente distribuidas y frecuentemente con cortas macropapilas

distribuidas con mayor profusión en la zona distal.

**Distribución:** endemismo de las sierras del centro del tercio oriental de la Península Ibérica, así como de una localidad de la Sierra de Cazorla. Existe un mapa de distribución publicado por MATEO (1988: 13), sin embargo dicho autor considera las plantas de Tarragona y Castellón incluíbles en esta subespecie. Asimismo, aparece un mapa en BOLOS & VIGO (1984: 328).

**Hábitat:** roquedos calizos entre 1000–2000 m; también se menciona de areniscas silíceas triásicas (MATEO 1983: 338).

#### **Material estudiado:**

ALICANTE: Serra d'Aitana, –30SYH38, 1400 m, in fissuris rupium calc., O.de Bolòs, E.Sierra, J.Vigo & al., 31–V–1977, BC 622911. Sierra de Aitana, 1300 m, en *Asplenietea*, en la umbría, Rigual, VIII–1981, MA 3739978.

ALBACETE: Sierra Palomera, 30SXJ52, 1200 m, moist limestone rocks, under *Acer granatensis* and *Quercus valentina*, J.R.Akeroyd, D.J.Goyder & S.L.Jury, 17–IV–1982, MA 384079.

CASTELLON: monte Palomera, in area Morella, Cavanilles, 3–VII–1792, MA 476265.

CUENCA: Cañete, –30TXK13, roquedo calizo, A.González & G.López, 23–V–1974, MAF 90320. Cañete, 30TXK13, roquedos calcáreos, G.López, 23–V–1974, MAF 91625. Salvacañete, 30TXK24, 1300 m, roquedos calizos, G.Mateo, 8–VII–1984, MA 323691.

GUADALAJARA: Mochales, –30TWL85, in rupestribus calcareis, A.Segura Zubizarreta, 27–VIII–1972, SEV 055692.

JAEN: Cazorla, –30SWG09, 1200 m, rochers ombragés et escarpés, sur le calcaire, E.Reverchón, VI–1091, MA 52825.

TARRAGONA: Montagne de Cabrera, –31TDG55, 1250 m, F.Sennen, VII–1910, MA 52789. Puertos de Beceite, Carrelares, C.Pau, 27–VI–1917, MA 52837.

TERUEL: Alcalá de la Selva, 30TXK97, 1500 m, in rupestribus calcareis, cum *Anthyllis montana* subsp. *hispanica*, *Polygala nicaensis* subsp. *caesalpinii*, etc., A.Segura Zubizarreta, 18–VI–1976, MA 69783. Cedrillas a Corbalán, 30TXK77, 1500 m, G.Mateo, 29–V–1988, MA 440385. Cedrillas hacia Corbalán, 30TXK77, 1500 m, rocas calizas sombreadas, G.Mateo, 29–V–1988, MA 463301.



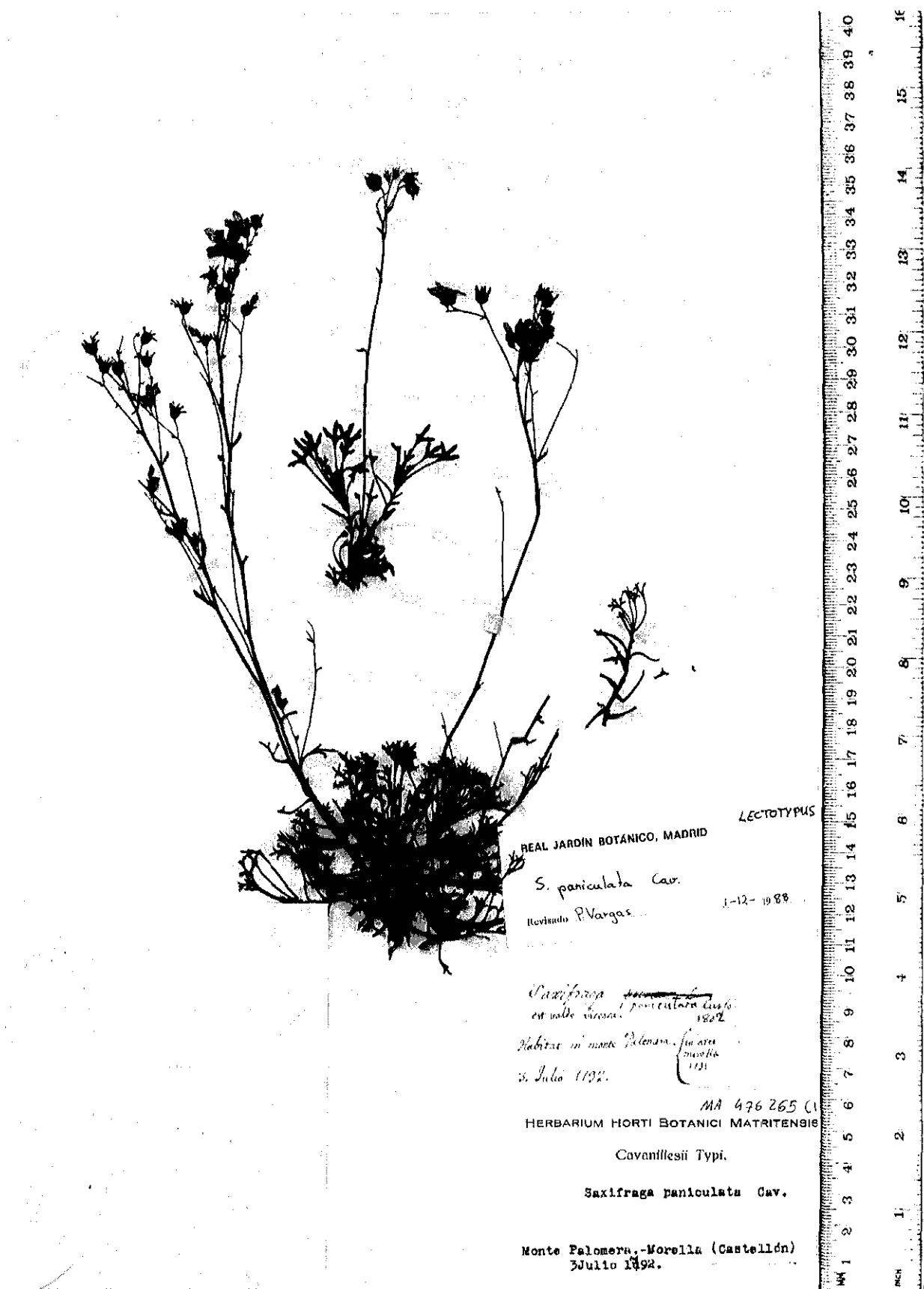
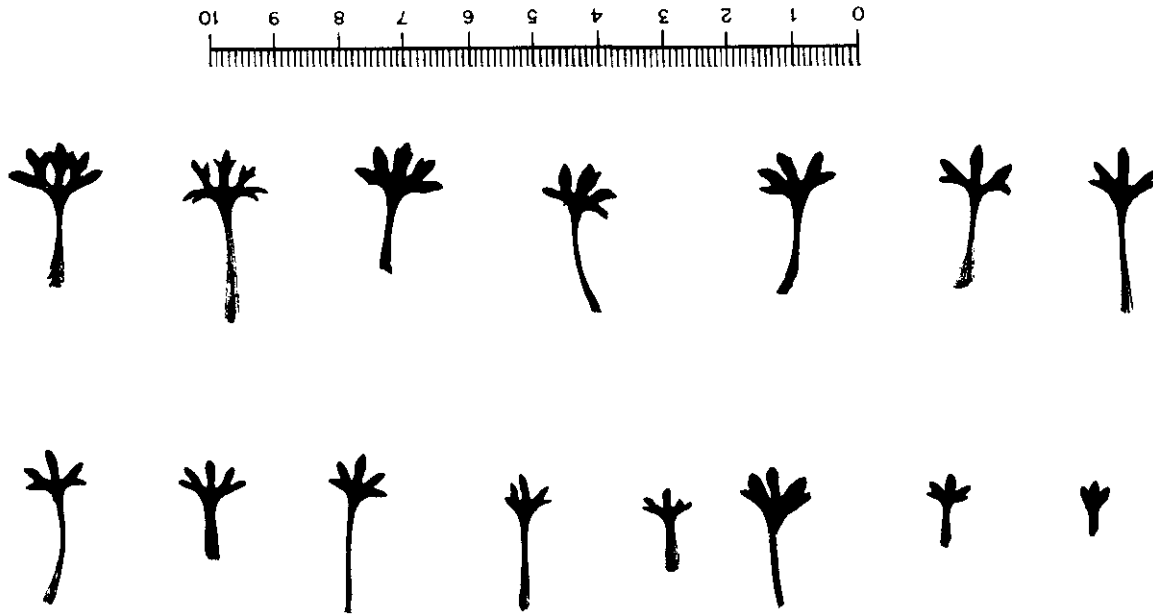
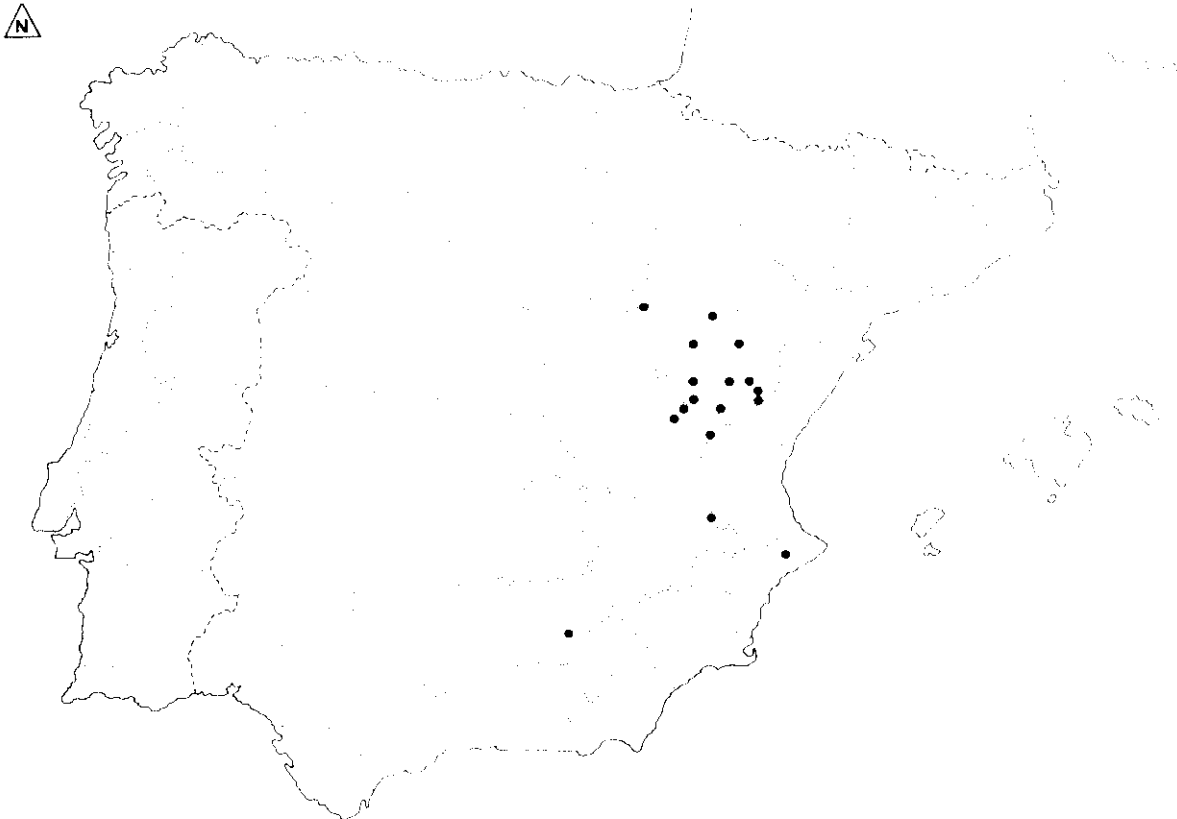


Figura 5. Material tipo (*lectotypus*) de *S. paniculata* Cav. (ejemplar superior).





Variabilidad foliar de *S. fragilis* subsp. *paniculata* (Pau) Muñoz Garmendia & P. Vargas.



Pizarro88

Distribución de *S. fragilis* subsp. *paniculata* (Pau) Muñoz Garmendia & P. Vargas según el material estudiado.

Jabalambre, -30TXK64, Rivas Mateos, VIII, 6145, MAF 51659. Jabalambre, -30TXK64, 2000 m, C. Pau, VI-1890, MA 52840. Javalambre, -30TXK64, 2000 m, C. Pau, VII-1896, MAF 51763. Javalambre, N, -30TXK64, 1350 m, in fissuris rupium calc., O. de Bolòs, 31-V-1983, BC 644284. Los Monegros de Sierra de Gúdar, -30TXK97, *Campanulo-Saxifragetum valentinae*, Font Quer & Rivas Goday, 24-VI-1946, MAF 95127. Monegros, sobre Alcalá de la Selva, -30TXK97, 1800 m, peñascos calcáreos, Font Quer & E. Sierra, 23-VI-1946, MA 52783, MAF 51431. Monreal del Campo, -30TXL31, Benedicto, BC 24146. Rubielos de Mora, -30TYK05, 1100 m, Font Quer, 25-VI-1921, BC 653154. Serra d'Albarracín, Vellanos, Font i Quer, 3-IX-1936, BC 642679. Sierra de Albarracín, Albarracín, 30TXK3274, 1100 m, fisuras de roquedos calizos, Vargas, 8-IV-1993, 3146PV, MA. Sierra de Fontfría, sobre Bea, -30TXL54, 1200 m, riscos calcáreos orient. N, Molero & Montserrat, 5-VI-1980, BC 636685. Sierra de Fontfría, sobre Bea, 30TXL54, 1200 m, riscos calcáreos orient. N, Molero & J.M. Montserrat, 5-VI-1980, BC 636690. Sierra de Fontfría, Calamocha, sobre Fontfría, 30TXL54, 1200 m, riscos calcáreos orientados al N, Molero & J.M. Montserrat, 5-III-1981, BC 636687. Sierra de Gúdar, roquedos, J. Borja, 24-VI-1960, MAF 65706. Sierra de Gúdar, Alcalá de la Selva, -30TXK97, J. Borja & A. Rodríguez, 26-VI-1955, MA 200859. Sierra de Gúdar, Castillo de Linares, -30TYK06, roquedos, J. Borja, 28-VI-1960, MAF 65705. Sierra de Jabalambre, 30TXK64, 1700 m, roquedos calizos al N, G. Mateo & A. Aguilera, 30-V-1983, MA 323571. Sierra de Javalambre, -30TXK64, 1900 m, roquedos calizos sobre el prado, G. Mateo, 23-VI-1984, MA 465932. Sª de Gudar, Alcalá de la Selva, -30TXK97, Borja & Rodríguez, 29-VI-1955, SEV 1719. Valdelinares, Peñarroya, 30TXK9773, 2000 m, crestas y cantiles solanos cerca cumbre, P. Montserrat & L. Villar, 12-VII-1973, JACA 346673. Valtuerta, Badal, 5-VIII-1884, 900, MA 52844. Macizo de Javalón, Jabaloyas, 30TXK3253, 1320 m, roquedos calizos, G. Mateo, 19-VI-1987, MA 383137. Prope Albarracín, -30TXK37, C. Pau, 29-VIII-1886, MA 52842. Puertos de Beceite, El Retaule, 31TBF12, 1000 m, M.B. Crespo & al., 8-VI-1986, MA 465931. Umbría Sierra San Just, 30TXL8515, 1520 m, peñascos, P. Montserrat, 1-VII-1957, JACA s/n. zona media del Jabalambre, -30TXK64, Octavio, VII, MAF 80152.

VALENCIA: umbría del Picarcho (entre Tuéjar y Talayuelas), 30SXK51, 1200 m, rupícola sobre rodenos, G. Mateo, 26-V-1979, MA 283776.

LOCALIDADES IMPRECISAS: Cavanilles, MA 52830. "Carrelares Catalauniae", C. Pau, 27-VI-1917, BC 23537. Barranco de los Aceres, peñascos calizos, Benedicto, 1985, BC 23535.

## DISCUSION

Hasta la síntesis de WEBB (1964: 372) no se clarificó la situación taxonómica de esta planta, autor que consideró dos subespecies en

todas sus obras (WEBB 1964: 372, 1989: 216, 1993: 455). Nosotros —al igual que FERNANDEZ ARECES (1990: 281, & AL. 1993: 83)— hemos admitido dicho criterio, sin embargo creemos que si bien *S. fragilis* está suficientemente caracterizada a nivel específico, las dos subespecies que se reconocen no son entidades tan bien definidas. Es decir, mientras que las diferencias taxonómicas son muy evidentes en sus extremos de distribución, existe una amplísima zona en la cual se hace difícil referir algunas poblaciones a una u otra subespecie. De esta zona hemos identificado el material como una u otra subespecie considerando el conjunto de caracteres indicados en las descripciones. El resultado ha sido obtener una línea imaginaria que une aproximadamente Peñíscola (Castellón) y Calatayud (Zaragoza), que delimita las localidades al norte de ella, pertenecientes a la subespecie tipo, de las del sur, pertenecientes a la subespecie *paniculata*.

No obstante, en algunas localidades de la subespecie *fragilis* aparecen ejemplares con características de la subespecie *paniculata*, y viceversa. Ejemplo de ello son algunas poblaciones de Jaca —incluidas en la subespecie *fragilis*— con individuos que muestran un aspecto similar a la subespecie *paniculata*, quizá a causa de las condiciones xéricas que soportan.

Los criterios taxonómicos previos a los trabajos de WEBB fueron muy confusos. CAVANILLES (1802: 473) describió *S. paniculata* para dar nombre a las plantas de este grupo que crecían en el antiguo reino de Valencia. Entonces, y sin tener en cuenta que existía un homónimo anterior de Miller para una planta de otra sección—, numerosos autores antiguos utilizaron este nombre. Por su parte, HERVIER (1892: 153) describió *S. valentina* atribuyéndosela a Willkomm.

ENGLER & IRMSCHER (1916: 335; 1919: 664) siguieron a Cavanilles, lo mismo que LUIZET (1918b: 100), el cual aceptó además *S. valentina* como variedad. Otros

autores posteriores (LAZARO 1896: 662–663) incluso distinguieron a nivel específico *S. valentina* y *S. paniculata*. Contrariamente, PAU (1895: 53) consideró que *S. paniculata* era una subespecie de *S. trifurcata*, subordinación que nos obligó a formular (VARGAS 1990: 279) la combinación trinomial que admitimos en la presente memoria.

Por otro lado, MATEO & CRESPO (1989) interpretaron que, a juzgar por la indicación locotípica (Castellfort, Castellón) de *S. cuneifolia* Cav. –nombre que legitimó posteriormente Willdenow como *S. cuneata*–, se debiera utilizar este último binomen para la única planta de nuestro grupo que parece crecer en dicha localidad tipo (*S. fragilis*). Sin embargo, tan solo se trata de un error en la indicación de la localidad tipo de *S. cuneata*, tal y como ya indicáramos al lectotipificar las plantas de Cavanilles (VARGAS 1990: 279).

Para mayor confusión, en el protólogo de *S. paniculata* (CAVANILLES 1802: 473), se indica una localidad de la mencionada zona de transición (Morella, Castellón); de dicha zona es también la localidad clásica de *S. valentina* Willk. in Hervier (Javalambre). Aunque el material tipo de Cavanilles posee unos caracteres propios para ser aceptada la subespecie *paniculata*, tras una detenida observación de campo realizada en la zona de Morella, hemos interpretado que la mayor parte de las poblaciones presentan unos caracteres más semejantes a los de la subespecie *fragilis*.

**6. *S. losae*** Sennen in Luizet in Guétrot, *Plantes Hybrides de France* 5–7: 153 (1931); Sennen in Buttl. *Inst. Cat. Hist. Nat.* 32(4–5–6): 113 (1932)

= *S. pentadactylis* Lapeyr. subsp. *losae* ["losana"] (Sennen) Malagarriga, *Plantae Sennenianae* 4: 7 (1974) = *S. exarata* Vill. subsp. *losae* (Sennen) Fern. Casas in Fontqueria 4: 23 (1984) – *S. pentadactylis* Lapeyr. subsp. *losae* (Sennen) D.A Webb, *comb. superf.*, in *Bot. J. Linn. Soc.* 95: 249

(1987)

= *S. pentadactylis* Lapeyr. var. *suaveolens* Luizet & Soulié in Luizet in *Bull. Soc. Bot. France* 59: 642–643 (1911) = *S. pentadactylis* Lapeyr. subsp. *suaveolens* (Luizet & Soulié) L.Villar in P.Montserrat & L.Villar, *Fl. Pyren. Cent.* 1: 12 (1981) = *S. exarata* Vill. subsp. *suaveolens* (Luizet & Soulié) Amich in *Studia Bot.* 2: 143 (1983) = *S. losae* Sennen subsp. *suaveolens* (Luizet & Soulié) Fern. Areces, T.E.Díaz & Pérez Carro in *Monogr. Inst. Ecol. Piren.*: 271 (1990)

= *S. camarae* Sennen, *Diagn. Nouv. Pl. Espagne Maroc*: 268 (1936) – *S. exarata* Vill. var. *camarae* (Sennen) Cámara, *comb. inval.*, in *Anales Estac. Exp. Aula Dei* 3(3–4): 298 (1955) = *S. exarata* Vill. subsp. *losae* (Sennen) Fern. Casas var. *camarae* (Sennen) Fern. Casas in *Fontqueria* 4: 23 (1984)

**Indicación locotípica:** "Hab.: Alava, Sierra de Barrio, 1200 m. Leg. D. Losa."

**Iconografía:** CAMARA (1955, figura 11); FERNANDEZ ARECES (1990, lámina 19 y 20).

**Material tipo:** "n.º 7297 exsiccata 1929–PLANTES D'ESPAGNE.–F.SENNEN"; BC 84474 (lectótipo !); lectotipificación propuesta por VARGAS & LUCENO (1988: 125). La lectotipificación de WEBB & GORNALL (1989: 212) fue realizada posteriormente.

**Descripción:** **Planta** densamente cespitosa, glabra, rígida, viscosa, con numerosas glándulas inmersas que le confieren olor y aspecto balsámiferos en verano. **Hojas** de (4)7–20(35) x (2)4–12(20) mm, coriáceas, con lámina difícilmente distinguible del peciolo, que al envejecer tornan a amarillo pajizo y después a marrón. Lámina de contorno cuneado–flabelado, con (1)3–5(7) segmentos, lineares –en ocasiones linear–elípticos–, obtusos y con un surco fino sobre el nervio central; segmento

central de (1)3–6(10) mm de longitud y (0,3)0,5–1(1,5) mm de anchura en su parte media, indiviso; los laterales indivisos o bífidos. Pecíolo de aproximadamente (1)2–4 mm de anchura en su parte media, de longitud de igual a 2 veces la de la lámina, con (1)3(5) surcos finos sobre los nervios. **Tallos floríferos** de hasta 17 cm, terminales, erectos. Pie de la inflorescencia generalmente de longitud igual o 2–3 veces la de ésta, con (0)1–3(5) hojas indivisas o divididas en 3 segmentos. **Inflorescencia** en panícula corimbiforme o antelada –en ocasiones ovoidal–, compuesta por (1)2–12(20) flores; brácteas generalmente indivisas. **Flores** con hipanto y cáliz cubiertos de glándulas sésiles. Sépalos de 1,5–3 mm de longitud, triangulares, obtusos. Pétalos de (3)4–6(7) x (1)2–5 mm, linear-obovados u obovados, blancos. Cápsula globosa –en ocasiones ovoidal–. **Semillas** de 0,5–0,9 x 0,3–0,4 mm, con ornamentación compuesta por micropapilas homogéneamente distribuidas y cortas macropapilas distribuidas con mayor profusión en la zona distal.

**Distribución:** endemismo de la Sierra de la Demanda, Tierra de Cameros, montes vascos y Pirineo navarro. El primer mapa confeccionado de esta especie fue publicado por nosotros (VARGAS & LUCEÑO 1988: 132), distribución que se representó por puntos de cuadrículas de 25 km de lado. Más tarde, FERNANDEZ CASAS (1988: 35) publicó otro mapa con puntos que representan cuadrículas de 10 km de lado, el cual fue modificado posteriormente (ALEJANDRE & FERNANDEZ CASAS 1991: 260). Asimismo, ASEGUINOLAZA & AL. (1984: 273) publicaron un mapa parcial para el País Vasco, representado por puntos que indican cuadrículas de 10 km de lado.

**Hábitat:** roquedos calizos entre 400–1850 m.

#### **Material estudiado:**

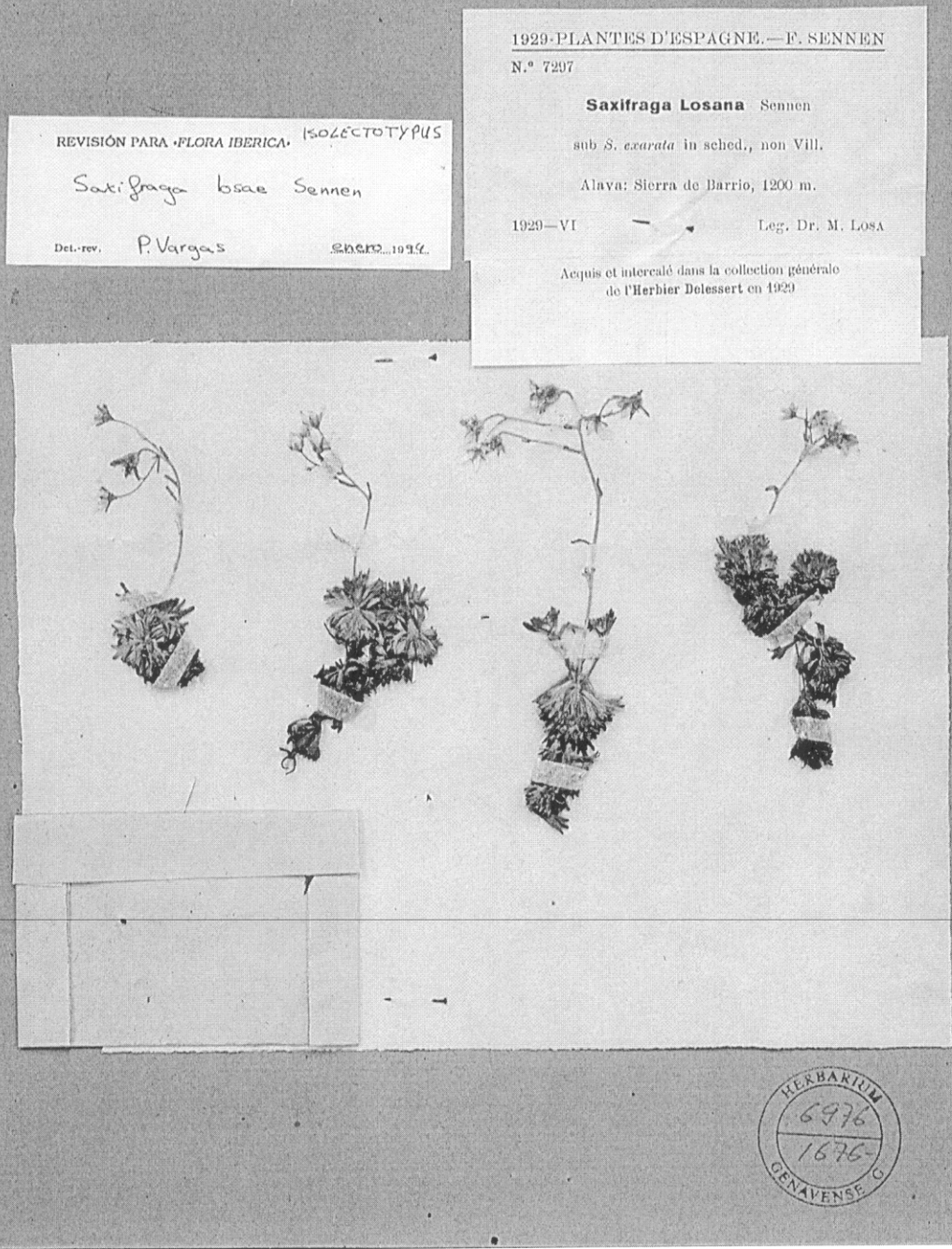
ALAVA: Barrio, –30TVN93, M.Losa, VI–1929, MA 53084; ibídem, VI–1927, MAF 51465. Sierra de Arcena, Cueto, 30TVN8838, 1200 m, roquedos calizos, N, fisuras rezumantes, P.M.Uribe–Echebarría, 23–V–1987, 287, MA 489250; ídem, MAF 135039. Sierra de Barrio, –30TVN93,

1200 m, herbario de Sennen, VI–1929, BC 700594; ibídem, VII–1935, BC 88956; ídem, MA 53367. Valdegovía, Guinea, Mte. Pilistornes, NE, 30TVN9844, 870 m, rara en fisuras de un roquedo de calizas margosas, J.A.Alejandre, 20–VI–1985, 1855–85, MA 340736. Valdegovía, Nograro, La Mota, 30TVN9838, 1200 m, fisuras del roquedo Norte, B.Fz. de Betoño & J.A.Alejandre, 18–VI–1981, 1573–81, MA 323472. Valdegovía, Sierra de Arcena, al W de Cueto, 30TVN8838, 1250 m, roquedos de la umbría, B.Fz. de Betoño & J.A.Alejandre, 18–VI–1987, 599–87, MA 422621. Zuya, Peñas de Oro, 30TWN1453, 850 m, fisuras y pequeños rellanos en el roquedo terminal, calizas, J.A.Alejandre, 22–VI–1982, 1474–82, MA 323473.

BURGOS: jurisdicción de San Zadornil, Sierra de Arcena, umbría de Mojón Acuchillado, 30TVN8640, 1250 m, roquedos calizos, B.Fz. de Betoño & J.A.Alejandre, 18–VI–1987, 628–87, MA 422604.

GUIPUZCOA: Besaín–Itsasondo, Monte Mummendi, 30TWN6471, 790 m, fisuras calizas, Xabier Lizaur, 22–V–1985, ARAN. Besaín–Itsasondo, Mummendi, 30TWN6571, roquedos calizos, X. Lizaur, 4–V–1982, ARAN 011576. Itsasondo, Murumendi, 30TWN6571, 840 m, muros calizos, Aizpuru & Catalán, 1–I–1988, ARAN 38815.

LA RIOJA: Anguiano, Pico del Aguila, 30TWM2078, 920 m, grietas de la cresta y umbría, calizas, B.Fz. de Betoño & J.A.Alejandre, 7–V–1989, MA 484178. Arnedillo, "Peñalmonte", –30TWM67, 1200 m, sommet calc., F.Cámara, 1–VII–1935, MA 53363, MAF 51382. Arnedillo, Peñalmonte, –30TWM67, 1100 m, in rupestribus calcareis, cum *Valeriana longiflora*, *Ptilotrichum spinosum*, *Anthyllis montana subsp. hispanica*, *Silene boryi*, A.Segura Zubizarreta, 14–X–1972, 18514, MA 52090. Brieve de Cameros, 30TWM1867, 1300 m, fisuras de roquedos calizos, F.Heras & J.A.Alejandre, 29–VI–1985, 1782, MA 340741; ídem, 1782–85, MA 340741. Brieve de Cameros, 30TWM1767, 1200 m, roquedo calizo soleado, B.Fz. de Betoño & J.A.Alejandre, 9–VII–1983, 2145–83, MA 323922. Brieve de Cameros, Cabezo del Santo, 30TWM1864, 1850 m, crestas y roquedos calizos cerca de la cumbre, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandre, 21–VII–1988, 467–88, MA 468536. Brieve de Cameros, Cabezo del Santo, cerca de la cumbre, 30TWM1864, 1850 m, crestas y roquedos calizos, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandre, 21–VII–1988, 472–88, MA 468534. Brieve de Cameros, Cabezo del Santo, 30TWM1864, 1840 m, fisuras de roquedos calizos, F.Heras & J.A.Alejandre, 29–VI–1985, 1768, MA 340738. Brieve de Cameros, Cabezo del Santo, 30TWM1864, 1820 m, fisuras de la umbría de un pequeño crestón rocoso que desde la cumbre descende hacia el SW, calizas, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandre, 21–VII–1988, 470–88, MA 468535.



REVISIÓN PARA «FLORA IBERICA» ISOLECTOTYPUS

*Saxifraga losae* Sennen

Det.-rev. P. Vargas

SEPT. 1977

1929-PLANTES D'ESPAGNE.—F. SENNEN

N.º 7297

**Saxifraga Losana** Sennen

sub *S. exarata* in sched., non Vill.

Alava: Sierra de Barrio, 1200 m.

1929—VI

Leg. Dr. M. LOSA

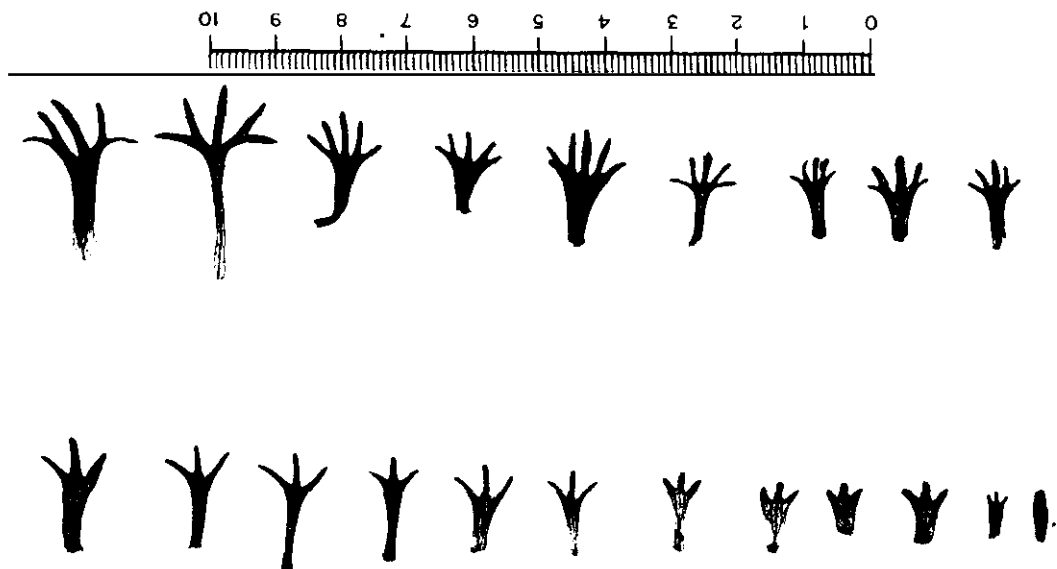
Acquis et intégralé dans la collection générale  
de l'Herbier Delessert en 1929



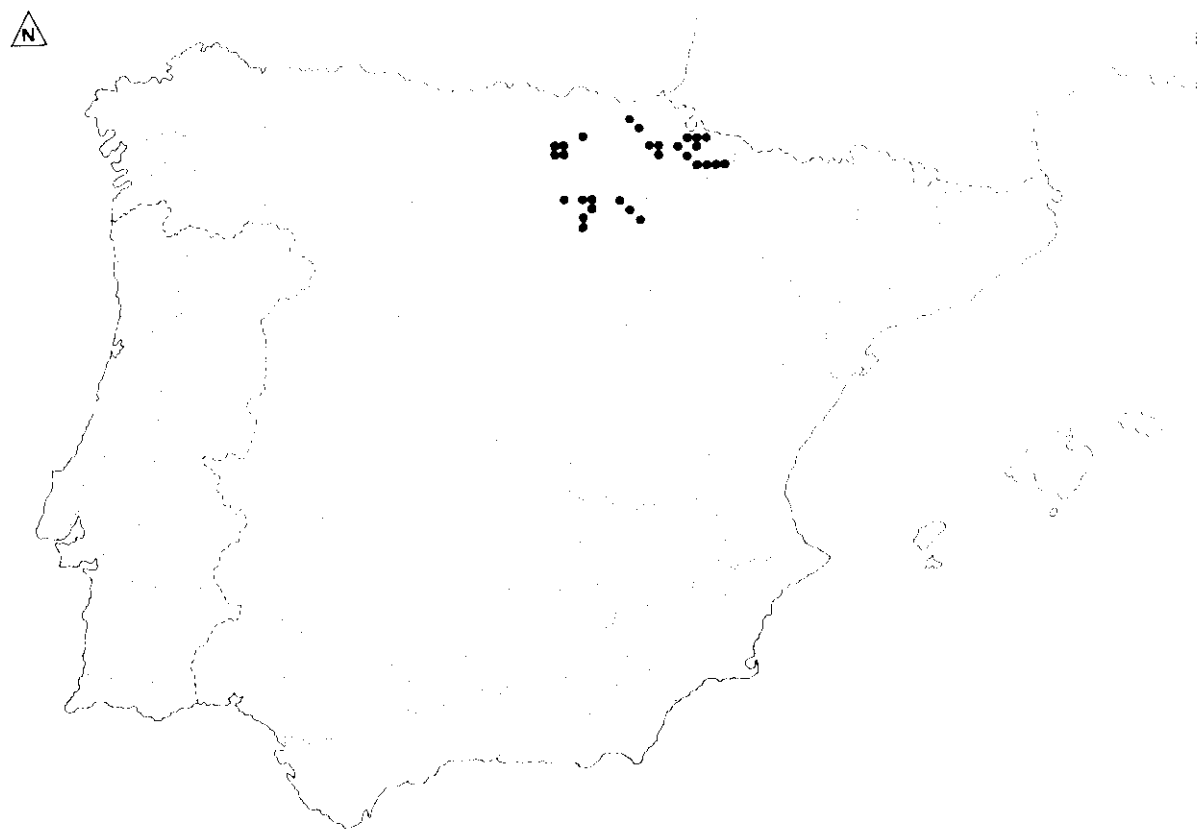
Figura 6. Material tipo (*isolectotypus*) de *S. losae* Sennen ex Luizet.







Variabilidad foliar de *S. losae* Sennen.



Pizorra88

Distribución de *S. losae* Sennen según el material estudiado.

- Brieva de Cameros, Cabezo del Santo, pradera herbosa del collado S del Cabezo, 30TWM1864, 1650 m, umbría de un pequeño crestón de calizas que emerge, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 21-VII-1988, 476-88, MA 468533.
- Brieva de Cameros, Larriapeña, 30TWM1767, 1260 m, grietas de roquedos calizos, F.Heras & J.A.Alejandro, 29-VI-1985, 1791-85, MA 340737. Ezkaray, cerro San Torcuato, 30TVM9987, 900 m, fisuras y pequeñas repisas del roquedo calizo, B.Fz. de Betoño & J.A.Alejandro, 2-VI-1985, 1527-85, MA 340739. Matute, 30TWM1780, 1130 m, fisuras en la umbría de crestones rocosos, B.Fz. de Betoño & J.A.Alejandro, 16-IV-1985, 1415-85, MA 340705. Matute, umbría de Cerro Peñalba, 30TWM1581, 1150 m, abunda en las fisuras de los roquedos, calizas, B.Fz. de Betoño & J.A.Alejandro, 29-V-1985, 536-85, MA 340708. Ortigosa, 30TWM1868, 1400 m, fisuras de farallones calizos, P.Vargas, 14-V-1987, 2141PV, MA 485103; ídem, 2136PV, MA 484891. Pedroso, 30TWM2781, 1380 m, fisuras de roquedos calizos, J.A.Alejandro, 28-VI-1986, 934-86, MA 365111. Pedroso, en la cabecera del arroyo Pedroso, 30TWM2882, 1250 m, fisuras de roquedos calizos, B.Fz. de Betoño & J.A.Alejandro, 28-IV-1985, 555-85, MA 340706. Peña Isasa, 30TWN7168, 1450 m, roquedos calizos y repisas, P.M.Uribe-Echevarría, 5-VII-1983, ARAN 011577. Peña Isasa, "El cogote", -30TWM7168, F.Cámara, 20-VII-1934, MA 53086. Préjano, Sierra de Préjano, Peñalmonte, 30TWM6571, 1150 m, casmófita en calizas, en comunidades de *Saxifraga-Valerianetum longiflorae*, Amich & Sánchez Rodríguez, 25-VI-1985, MA 456592; ídem, MA 456592, MAF 131382. Tejedo, -30TWM58, F.Cámara, 13-VII-1931, MA 53087. Turrucún, Sierra de Préjano, Peña Isasa, 30TWM7068, 1450 m, casmófita en calizas, en comunidades de *Saxifraga-Valerianetum longiflorae*, Amich & Sánchez Rodríguez, 26-VI-1985, MA 456589, MAF 131384. Turrucún, Sierra de Préjano, alrededores de Peña Isasa, 30TWM7266, 1025 m, casmófita en calizas, en comunidades de *Saxifraga-Valerianetum longiflorae*, Amich & Sánchez Rodríguez, 26-VI-1985, MA 456588, MAF 131383. Turrucún, Peña Isasa, -30TWM76, 1100 m, in rupestribus calcareis, cum *Erinus alpinus*, *Lonicera pyrenaica*, *Chaenorhinum origanifolium* subsp. *origanifolium*, etc..., A.Segura Zubizarreta, 17-VI-1972, 18515, MA 52091. Viniegra de Abajo, en la ladera de Ormazal frente al barranco del río Urbión, 30TWM1254, 1520-1630 m, en grietas y pequeñas repisas de un resalte rocoso de calizas jurásicas, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 29-VII-1988, 297-88, MA 468532. Viniegra de Abajo, entre los barrancos del río Urbión y de Fuentedorra, 30TWM1154, 1530 m, en grietas y pequeñas repisas de unos roquedos de calizas jurásicas, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 29-VII-1988, 302-88, MA 468470; ídem, 299-88, MA 468961. Viniegra de Abajo, ladera de Ormazal frente al barranco del río Urbión, 30TWM1254, 1520-1630 m, en grietas y pequeñas repisas de un resalte rocoso de calizas jurásicas, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 29-VII-1988, 282, 290-88, MA 468633, 468471. Viniegra de Abajo, macizo de Urbión, en el fondo de los barrancos de los ríos Urbión y Fuentedorra, 30TWM1154, 1500-1530 m, grietas y repisas de roquedos calizos, M.L.Gil Zúñiga, M.Luceño, P.Vargas & J.A.Alejandro, 9-VII-1989, 254-89, MA 485282. Préjano, subida a Peñalmonte, -30TWM66, 1200 m, extraplomos calizos, J.Arizaleta, F.Muñoz Garmendia, J.Pedrol & R.Rodríguez, 29-V-1988, 3195JP, MA 431923. Macizo de Urbión, barranco del río Urbión, 30TWM1154, 1500 m, grietas de roquedos calizos, Alejandro, Gil Zúñiga, Luceño & Vargas, 9-VII-1989, 2822PV, MA. Pr. oppidulum Arnedillo, Peñalmonte, 30TWM67, 1250 m, in rupibus calcareis verticalibus, Fernández Casas & García Guardia, 25-VI-1978, 2336, BC 629378, MAF 105332, SEV 61466; ídem, 2336FC, MA 323919, 326985.
- NAVARRA: Arce, Peña Ponsoroa, 30TXN3451, 1160 m, pared caliza, fisuras, Aizpuru & Catalán, 5-VIII-1988, ARAN 38814. Arive, 30TXN4256, 745 m, roquedo calizo y gleras, Aizpuru, Catalán & Aedo, 11-V-1985, ARAN 038830. Burgui, cumbres de Virgen de la Peña, 30TXN6323, 1290 m, con *Ononis columnae*, L.Villar, 7-VI-1975, V-244-75, JACA. Ciriza, Sierra de Sarvil, 30TWN9639, 680 m, roquedos de la solana, calizas, J.A.Alejandro, 10-VI-1986, 649-86, MA 365168. Echauri, 30TWN9639, 780 m, fisuras de roquedo calizo, rocas de pie de cantil, orient. S, Aizpuru, Catalán & Aedo, 13-IV-1985, ARAN 038825. Ergoyena, pto. de Lizárraga, 30TWN8146, 1050 m, fisuras roquedo calizo, Aizpuru & Catalán, 18-IX-1982, ARAN 038831. Erro, Ardaiz, desfiladero río Erro, 30TXN2550, 600 m, fisuras, Aizpuru & Catalán, 13-VI-1987, ARAN 38822; ídem, ARAN 38822, ARAN 38821. Erro-Arce, Larrogain, 30TXN2951, 1279 m, fisuras roquedo calizo, Aizpuru & Catalán, 25-X-1987, ARAN 038817. Erro-Arce, Peña Liran, 30TXN3054, 1100 m, fisuras roquedo calizo, Aizpuru & Catalán, 21-VII-1987, ARAN 038820. Erro-Ardáiz, 30TXN2550, 600 m, fisuras de roquedo calizo, I.Aizpuru & P. Catalán, 13-VI-1987, MA 485038. Estereibar, Antxoriz-Arromendi, 30TXN1547, 870 m, fisuras de rocas calizas, Aizpuru & Catalán, 12-VI-1987, ARAN 038826. Esteribar, Antxoviz, Arromendi, 30TXN1547, 870 m, fisuras de roquedo calizo, I.Aizpuru & P. Catalán, 12-VI-1987, MA 485037. Foz de Lumbier, entre túneles (próximo al primero por Liédana), 30TXN4022, 420 m, L.Villar, 11-V-1971, JACA 134071. Irurzun, Ermita N.ª S.ª Pilar, río Araquil, 30TWN9549, gargantas, P.Montserrat, 12-V-1970, JACA 72670. Izagaondoa, Peña Izaga, 30TXN2830, 1200 m, roquedos de conglomerados calcáreos, Aizpuru, Catalán & Aedo, 18-V-1985, ARAN 038829. Lizárraga, sobre el túnel de la carretera, solana del puerto, 30TWN8046, 1150 m, P.Montserrat, 21-VI-1972, JACA 335272. Liédana, foz de Lumbier, 30TXN4022, 420 m, Fernández Casas & Susanna, 20-V-1987, 10489FC, MA 437360. Longuida, Srta. Zariquieta, 30TXN3841, 1020 m, cantil calizo, Aizpuru & Catalán, 16-IX-1987, ARAN 038818. Lumbier, Foz de Lumbier, entre túneles, 30TXN3921, 440 m, L.Villar, 3-VI-1986, JACA 394386. Lumbier, Yesa-Arangoiti, 30TXN4823, 1350 m, fisuras roquedo de calizas, Aizpuru, Catalán

& Aedo, 9-VI-1985, ARAN 038827. Lumbier, foz, 30TXN3921, 480 m, cantiles calizos, Aizpuru & Catalán, 2-V-1987, ARAN 38823. Navascués, Monte Ollate, 30TXN6028, 1400 m, fisuras de roquedo, Aizpuru & Catalán, 3-VIII-1987, ARAN 038819. Romanzado, foz de Arbayun, 30TXN4725, 600 m, desfiladero calizo con carrasca y bosque mixto eutrofo, Aizpuru, Catalán & Aedo, 12-V-1985, ARAN 038828. Romanzado, foz de Arbayun-Burgia, 30TWN5027, 840 m, quejigal sobre calizas y calcarenitas, Aizpuru & Catalán, 31-V-1986, ARAN 038824. Yerri, 30TWN8246, 1160 m, crestones calizos, P.M.Uribe-Echebarría, 15-VI-1988, MA 465469. Yerri, pto. Lizarraga, 30TWN8246, 1160 m, crestones calizos, P.M.Uribe-Echebarría, 15-VI-1988, MAF 132052; ídem, ARAN 011575. Yesa, Leire, 30TXN4923, 1275 m, fisuras roquedo calizo, Aizpuru & Catalán, 14-VIII-1988, ARAN 38816. Prés d'Izurún, prés d'Ermita de Na Stra. del Pilar, entre Erroz et Atondo, 30TWN8246, 1160 m, crestones calizos, P.M.Uribe-Echebarría, 15-VI-1988, MA 465469. prés d'Izurún, prés d'Ermita de Na Stra. del Pilar, entre Erroz et Atondo, rio Araquil, -30TWN9549, 430 m, falaise calcaire ombragée, *Saxifragion trifurcata-canaliculatae*, P. Montserrat, 26-VI-1970, 1225/70, MA 303882. Prés d'Izurún, prés d'Ermita de Na Stra. del Pilar, entre Erroz et Atondo, gorges du Rio Araquil, -30TWN9549, 430 m, falaise calcaire ombragée, *Saxifragion trifurcata-canaliculatae*, P. Montserrat, 26-V-1970, 1225/70, MA 10835.

ZARAGOZA: Salvatierra de Esca, Virgen de la Peña, 30TXN6329, 1300 m, crestones calizos, P.M.Uribe-Echebarría & P.Urrutia, 21-VII-1987, MAF 132053. Salvatierra de Esca, foz de Forniello, 30TXN6929, 800 m, pies de cantiles secos, L.Villar, 22-VI-1973, V-197-73, JACA. Sigüés, solana de la Sierra de Orba, 30TXN6622, 900 m, cantil calizo abrigado con *Althaea hirsuta*, *Psoralea bituminosa*, *Jasonia glutinosa*, *Trigonella gladiata*, *Stipa offneri*, ..., L.Villar, 7-VI-1972, V-39472, BC 636911, SALA 24903; íbidem, en cantil calizo abrigado con *Althaea hirsuta*, *Psoralea bituminosa*, *Jasonia glutinosa*, ..., 7-VI-1972, V-39472, MA 323920. Río Esca, Salvatierra de Esca, 30TXN6328, 600 m, gleras y cantiles soleados calizos, P.Montserrat & L.Villar, 4-VII-1974, JACA 351274.

## DISCUSION

Nos encontramos ante un taxon mal entendido por la mayor parte de los botánicos. Los primeros autores que diferenciaron alguna planta referible a esta especie fueron LUIZET (1911: 642), que la consideraron como variedad *suaveolens* de *S. pentadactylis* —criterio admitido por ENGLER & IRMSCHER (1916: 393).

Posteriormente, LUIZET (1931: 153) atribuyó a Sennen la descripción original de *S. losae*, si bien este último autor la describió casi

a la vez (SENNEN 1932: 113). Ciertos autores ulteriores (CAMARA 1955: 297, AMICH 1983: 143, FERNANDEZ CASAS 1984: 23) la subordinaron incomprensiblemente a *S. exarata*, y algunos otros (MALAGARRIGA 1974: 7, WEBB 1987b: 249) a la afín *S. pentadactylis*. Este último (WEBB 1964: 372) la habría considerado inicialmente parecida a *S. pentadactylis* y *S. intricata*, para después subordinarla a *S. pentadactylis* como subespecie (WEBB & GORNALL 1989: 213, 1993: 455).

Sin embargo, según las características propias ya indicadas de esta planta (VARGAS & LUCEÑO 1988), así como los puestos de manifiesto a lo largo de la presente memoria doctoral, nos indican que reúne caracteres taxonómicos para ser considerada como especie independiente. Asimismo, a partir de dichos resultados, consideramos que presenta una mayor afinidad con *S. moncayensis* que con ninguna otra especie, e incluso parece lógico pensar que son vicariantes. *S. losae* parece haberse diferenciado por las sierras y barrancos próximos al alto valle del Ebro, mientras que *S. moncayensis* lo ha hecho por sierras y barrancos situados al sur del bajo valle del Ebro.

Por otra parte, fueron descritos dos táxones (*S. pentadactylis* var. *suaveolens* y *S. camarae*) que nosotros hemos considerado asimilables a *S. losae*. Se ha tomado dicho criterio al considerar que ambas plantas constituyen los extremos de variación de *S. losae*, como consecuencia de las muy diferentes condiciones ambientales que soportan. Las plantas correspondientes al primer taxon son más robustas y laxas —quizá por crecer en zonas de influencia más oceánica—, mientras que las del segundo son más congestas y reducidas en todas sus partes —quizá por vivir en ambientes más xéricos—. VILLAR (1981: 12), AMICH (1983: 143) y FERNANDEZ ARECES (1990: 271, & AL. 1990: 307, & AL. 1993: 90) combinaron la

mencionada variedad *suaveolens* como subespecie de *S. pentadactylis*, *S. exarata* y *S. losae*, respectivamente. Sin embargo, en todo el área indicado por FERNANDEZ ARECES & AL. (1993) para *S. losae* subsp. *losae* existen poblaciones cuyos caracteres son propios de la supuesta subespecie *suaveolens*.

**7. *S. moncayensis*** D.A. Webb in Feddes Repert. Spec. Nov. Regni Veg. 68: 201 (1963)

= *S. pentadactylis* Lapeyr. subsp. *moncayensis* (D.A. Webb) Malagarriga, Plantae Sennenianae 4. Saxifraga (T.) L.: 7 (1974) = *S. intricata* Lapeyr. subsp. *moncayensis* (D.A. Webb) P.Vargas & Muñoz Garmendia in Fontqueria 11: 7 (1986)

– *S. ["B"] latifolia* Pau, *nomen illeg.*, in Actas Soc. Esp. Hist. Nat. 28: 41–42 (1899), *non* Ser. in DC. (1830)

Indicación locotípica: "Sierra de Moncayo (Zaragoza). Abundant at 1500–1600 m, near the hermitage. D.A. Webb, 5 April, 1959"

Iconografía: CAMARA (1955, figura 14, con indicación "*Saxifraga Willkommiana* Boiss., del Moncayo").

Material tipo: "5 April 1959.D.A.Webb."; TCD (holótipo !).

Descripción: **Planta** densamente cespitosa, pubérula, de consistencia blanda, cubierta por glándulas inmersas, superficiales y pedunculadas generalmente por 1–4 células que le confieren olor balsámico en verano. **Hojas** de (10)15–20(30) x (6)10–15(22) mm, con lámina difícilmente distinguible del peciolo, que al envejecer tornan al amarillo o anaranjado y después al marrón. Lámina de contorno romboidal o cuneado–flabelado, con glándulas sésiles o pedunculadas por 1–2 células, con (3)5(9) segmentos, de lineares a lineal–elípticos, de obtusos a subagudos, con un surco fino sobre el nervio central, márgenes con pilosidad similar a la del haz; segmento central de (3)6–8(12) mm de longitud y de (0,6)0,8–1,1(1,2) de anchura en la parte media,

generalmente indiviso; los laterales bífidos. Peciolo de (1)2–3(4) mm de anchura en la parte media, de igual a 2 veces tan largo como la lámina, generalmente con (1)3(5) surcos finos sobre los nervios, con glándulas sésiles y pedunculadas por 1–4 células. **Tallos floríferos** de hasta 15 cm, terminales, erectos. Pie de la inflorescencia de longitud generalmente 1–2 veces la de ésta, cubierto de numerosas glándulas sésiles y pedunculadas por 1–3(4) células, con (0)1–2(3) hojas indivisas o divididas en 3(5) segmentos. **Inflorescencia** en panícula corimbiforme o antelada, compuesta por (2)6–12(23) flores; brácteas indivisas o divididas en 3 segmentos. **Flores** con hipanto y cáliz cubiertos densamente de glándulas sésiles y pedunculadas por 1–3 células. Sépalos de 1,5–3 mm de longitud, lineal–triangulares o triangulares, obtusos. Pétalos de (3)4–5(6) x 2–3(4) mm, obovados, blancos. Cápsula globosa –en ocasiones ovoidal–. **Semillas** de 0,5–0,7 x 0,3–0,45 mm, con ornamentación compuesta por micropapilas homogéneamente distribuidas y cortas macropapilas distribuidas con mayor profusión en la zona distal.

Distribución: endemismo de la Sierra del Moncayo, Sierra de Cucalón, Sierra de Oriche y barrancos de la Alcarria. El primer mapa de distribución fue aportado por nosotros VARGAS (1987b: 541) con puntos correspondientes a cuadrículas UTM de 25 km de lado. Más tarde, FERNANDEZ CASAS (1988: 33) publicó otro mapa pero con puntos de cuadrículas de 10 km de lado. Asimismo, ALEJANDRE & FERNANDEZ CASAS (1991: 260) amplían dicha dicha distribución.

Hábitat: roquedos calizos y silíceos entre 800–1700 m.

Material estudiado:

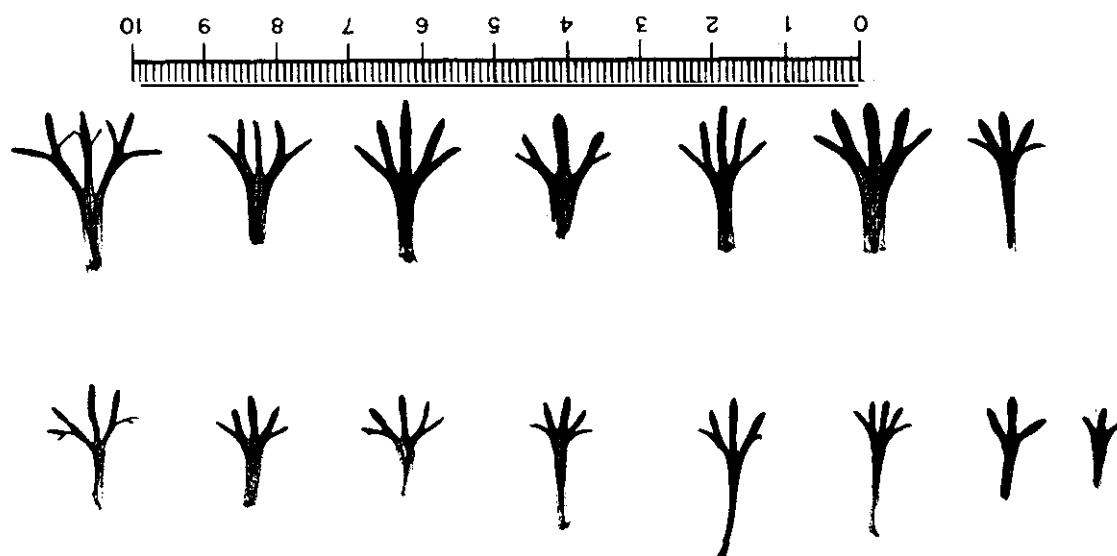
GUADALAJARA: Baides, –30TWL13, B.Lázaro, 18–V–1899, 3180, MAF 51802. Corduente, Hoz del río Gayo, pr. eremitorio dictum nuestra Señora de la Hoz, 30TWL8420, 1100 m, in rupibus verticalibus, Fernández Casas & Muñoz Garmendia, 14–VI–1978,

2299, MA 409235. Cutamilla, -30TWL24, Rivas Mateos, 27-V-1923, MAF 51466. Hoz del río Gallo, 30TWL8420, 1100 m, fisuras de rodenos, Vargas, 7-VI-1987, 2311PV, MA 489928. La Cabrera, -30TWL23, 900 m, roca caliza, A. Segura Zubizarreta, 19-V-1968, MA 326918. Molina de Aragón, ermita de la Hoz del río Gallo, -30TWL82, fisuras de conglomerados, Vargas, 22-VII-1991, 2956PV, MA. Molina de Aragón, ermita de la Hoz del río Gallo, 30TWL8420, 1100 m, fisuras de conglomerados, Vargas, 22-VII-1991, 2956PV, MA. Pelegrina, -30TWL34, 900 m, calizo, A. Segura Zubizarreta, 11-V-1963, MA 326919. Pelegrina, 30TWL3241, 1000 m, fisuras de cañones calizos, P. Vargas, 14-V-1987, 2131PV, MA 485007; ibidem, fisuras en cañones calizos, Vargas, 14-V-1987, 2131PV, MA 489930. Pelegrina, -30TWL34, 800 m, in rupestribus calcareis, cum *Antirrhinum pulverulentum*, *Hormatophylla spinosa*, *Arabis alpina*, *Asplenium ruta-muraria*, ..., A. Segura Zubizarreta, 22-VI-1974, 18502, MA 323917, SEV 52084. Pelegrina, mirador de Pelegrina, 30TWL3241, 1542 m, fisuras de calizas, M. Luceño, V.M. Martínez & P. Vargas, 5-X-1986, 1542PV/3, MA 489924. Pelegrina, río Dulce, 30TWL3241, 900 m, paredones calizos del cañón, Luceño & Vargas, 13-V-1991, 2882PV, MA. Sigüenza, La Cabrera, río Dulce, 30TWL23, 950 m, A. Izuzquiza, 12-V-1990, 2064AI, MA 499607. Torete, Cuevas Labradas, 30TWL7718, 960 m, in rupibus calcareis, Fernández Casas & Muñoz Garmendia, 14-VI-1978, 2297, MA 410039. Torete, prope Cuevas Labradas, 30TWL7718, 950 m, in rupibus calcareis, J. Fernández Casas & F. Muñoz Garmendia, 14-VI-1978, 2297FC, MA 497427.

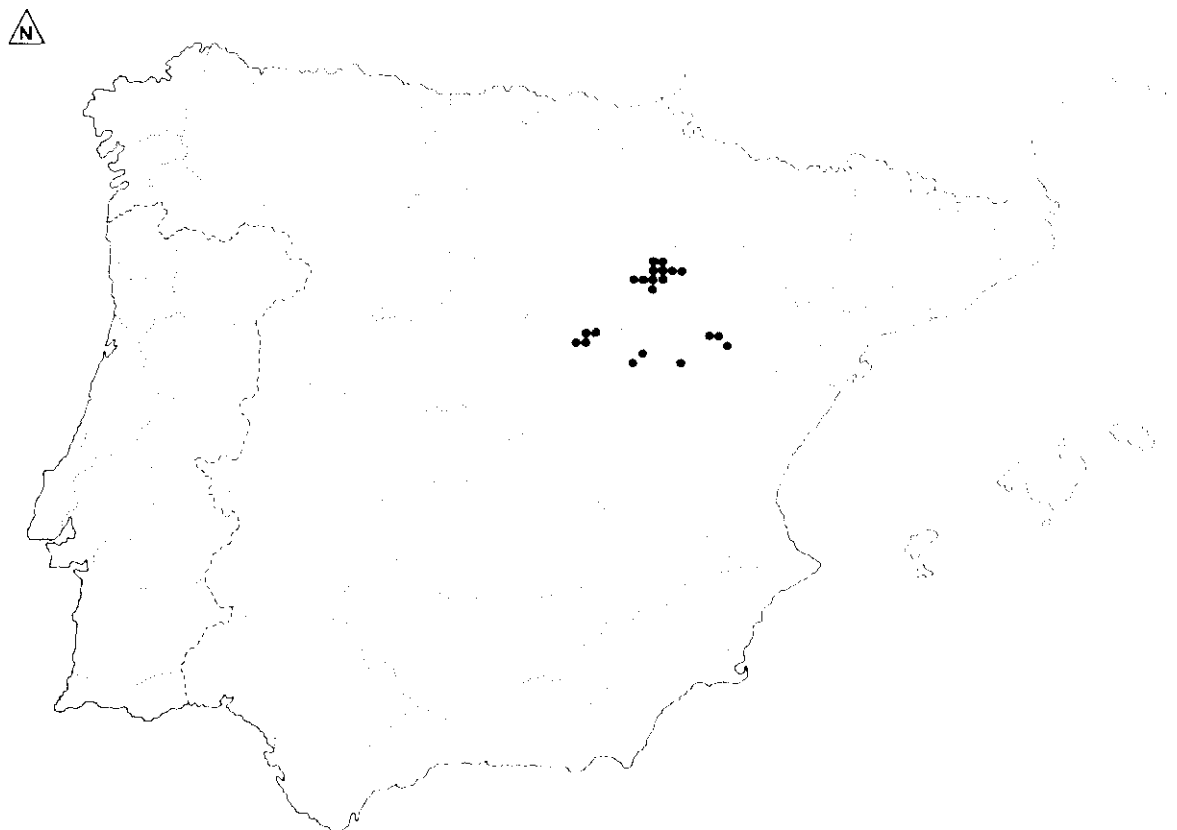
SORIA: Beratón, 30TWM9819, 1340 m, en pequeño contrafuerte rocoso, calizas, M.L. Gil Zúñiga & J.A. Alejandre, 27-V-1988, 1220-88, MA 468435. Beratón, 30TWM9919, 1430-1460 m, fisuras de farallones calizos, Vargas, 12-V-1987, 2161PV, MA 489929. Beratón, 30TWM9917, 1200 m, fisuras de farallones calizos, Vargas, 12-V-1988, 2161PV, MA 489929, MA 349606. Beratón, 30TXM0017, 1160-1200 m, laderas al pie de roquedos calizos verticales, solana, ambiente de carrascales, roquedos, M.L. Gil Zúñiga & J.A. Alejandre, 27-V-1988, 1257-88, MA 468437. Beratón, Cerro San Roque, 30TWM9919, 1430-1460 m, roquedos calizos, M.L. Gil Zúñiga & J.A. Alejandre, 27-V-1988, 1229-88, MA 468436, MA 443219. Ciria, -30TWM80, 1000 m, in rupestribus calcareis, cum *Ptilotrichum spinosum*, *Sarcocapnos enneaphylla*, *Jasonia glutinosa*, *Crepis albida*, etc..., A. Segura Zubizarreta, 6-VI-1975, 18510, MA 52092. Ciria, 30TWM8608, 1020 m, roquedos calizos en un pequeño desfiladero, zonas umbrosas, M.L. Gil Zúñiga & J.A. Alejandre, 29-V-1988, 1160-88, MA 468434, MA 468539. Ciria, 30TWM8608, 1040-1100 m, roquedos calizos en las cercanías del castillo, busca las zonas más frescas de la umbría, M.L. Gil Zúñiga & J.A. Alejandre, 29-V-1988, 1134-88, MA 468540. Torrubia de Soria, Sierra de Costanazo, 30TWM7707, 1290 m, en fisuras de roquedos de la umbría, calizas, M.L. Gil Zúñiga & J.A. Alejandre, 22-V-1988, 1527-88, MA 468439.

TERUEL: Calamocha, Sierra de Cucalón, -30TXL54, 1400 m, falaises calcareis exp. au NW, J. Molero &

J.M. Montserrat, 5-VI-1980, BC 636258, SEV 112647. Calamocha, Sierra de Cucalón, 30TXL54, 1400 m, falaises calcáires exposées au NW, J. Molero & J.M. Montserrat, 5-VI-1980, MA 377664; ídem, MAF 124157. Puerto de Rudilla, 30TXL6341, 1360 m, crestas venteadas y cantil Norte, L. Villar & J. Ferrer, 29-VI-1984, JACA 47584. Sierra de Oriche, sobre Bea, 30TXL5645, 1200 m, fisuras de calizas, Luceño & Vargas, 27-V-1991, 2898PV, MA. De Segura a los Baños por camino de caballerías, 30TXL73, 1100-1200 m, cantiles sobre el río Aguasvivas, J. Molero & J.M. Montserrat, 18-IX-1981, BC 635450. ZARAGOZA: Aranda de Moncayo, -30TXM00, B. Vicioso, VI-1894, 810, MA 53077. Aranda de Moncayo, 30TWM9905, 1000 m, fisuras de calizas, M. Luceño, V.M. Martínez & P. Vargas, 5-X-1986, 1545PV/2, MA 489925. Aranda de Moncayo, 30TWM9805, 1020 m, roquedo calizo, umbría, M.L. Gil Zúñiga & J.A. Alejandre, 15-VI-1990, 1623-90, MA 493647. Aranda del Moncayo, -30TXM00, IV-1860, 3182, MAF 51660. Añón, Morrón-La Muela, 30TXM0420, 1540 m, crestones rocosos, calizas, M.L. Gil Zúñiga & J.A. Alejandre, 14-VI-1990, 627-90, MA 493651. Añón, Peñas de Talamantes, 30TXM0620, 1500 m, calizas, grietas de roquedos, en especial de la umbría, M.L. Gil Zúñiga & J.A. Alejandre, 14-VI-1990, 635-90, MA 493649. Añón, macizo de Moncayo, Peñas Talamantes, 30TXM0620, 1400-1460 m, roquedos calizos, W-NW, M.L. Gil Zúñiga & J.A. Alejandre, 15-VI-1990, 655-90, MA 493650. Tabuenca, puerto Chavola, 30TXM2113, 950 m, gargantas, L. Villar, 13-VI-1973, JACA 182273. Añón, macizo del Moncayo, Sierra de La Muela, 30TXM0319, 1600 m, en grietas y pequeñas repisas calizas liásicas, J.A. Alejandre, 26-VIII-1988, 606-88, MA 468528. Añón, macizo del Moncayo, Sierra de La Muela, 30TXM0320, 1650-1700 m, grietas y pequeñas repisas del roquedo NW del Morrón, calizas liásicas, J.A. Alejandre, 27-VIII-1988, 576-88, MA 468517, MA 468960. Añón, macizo del Moncayo, Sierra de la Muela, 30TXM0319, 1580 m, roquedos de la solana, calizas, M.L. Gil Zúñiga & J.A. Alejandre, 19-VI-1989, 519-89, MA 485183. Berdejo, mte. Rituerta, 30TWM8702, 1000 m, grietas y pequeñas repisas de la base del roquedo de la umbría, calizas, M.L. Gil Zúñiga & J.A. Alejandre, 16-VI-1990, 1645-90, MA 493648, 493646. Bijuesca, 30TWL9099, 910 m, grietas de roquedos calizos sombreados muy cercanos al pueblo, M.L. Gil Zúñiga & J.A. Alejandre, 16-VI-1990, 1648-90, MA 493645. Calcena, Peñas Albas, 30TXM0715, 1250 m, roca caliza al Norte, A. Martínez, 15-VI-1986, JACA 305886.



Variabilidad foliar de *S. moncayensis* D.A.Webb.



Pizarro88

Distribución de *S. moncayensis* D.A.Webb según el material estudiado.

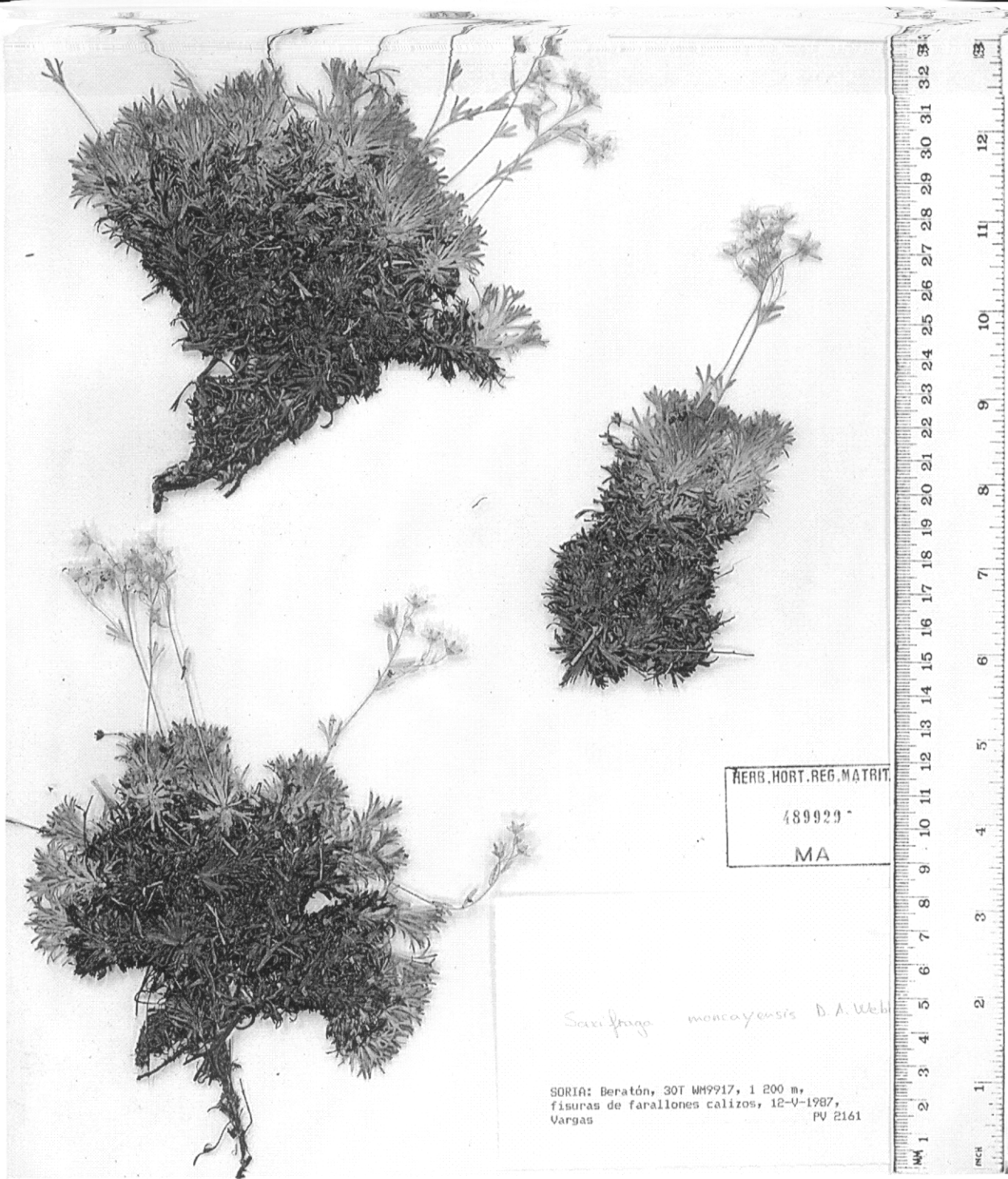


Figura 7. Material de *S. moncayensis* D.A.Webb.





Moncayo, -30TWM92, in fissuris rupium, B.Vicioso, 4-VIII-1898, MA 53039. Moncayo, 1 km aproximadamente antes de llegar al santuario, 30TXM0328, 1600-1700 m, roquedos, M.Luceño & P.Vargas, 14-VII-1986, MA 489927. Moncayo, debajo del Santuario, -30TWM92, P.Capell, 22-VI-1948, BC 115005. Moncayo, rocas inmediatas al santuario, 30TWM92, 1620 m, hendiduras de las rocas, B.Vicioso, 4-VIII-1898, MA 53036. N<sup>a</sup> S<sup>a</sup> M<sup>o</sup>, -30TWM92, ?, VII, 3186, MAF 51670. Purujosa, Peñas de Herrera, 30TXM0215, 900-950 m, en un abrupto barranco en calizas, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 27-V-1988, 1264-88, MA 468438. Sierra del Moncayo, hostería de la Virgen del Moncayo, teleférico del refugio, 30TWM9827, E.Valdés-Bermejo, S.Castroviejo & G.López, 25-VI-1979, 5343EV, MA 323918. Sierra del Moncayo, el Cucharón, -30TWM92, 1650 m, comunidades casmofíticas, D.Sánchez-Mata & D.Belmonte, VIII-1986, MAF 124446-7. Sierra del Moncayo, roquedos del Cucharón, vert. N, -30TWM92, 1500 m, en roquedos y suelos pedregosos, E.Fuertes Lasala, A.Burgaz & A.Mendiola, 3-VI-1982, MA 323913. Sierra del Moncayo, el Cucharón, vert. N, -30TWM92, fisuras de rocas ácidas, E.Fuertes, A.R.Burgaz & A.Mendiola, 15-VII-1983, MA 323914. Sierra del Moncayo, proximidades de la ermita Ntra. Sra. del Moncayo, 30TWM9727, 1650 m, fisuras de roquedos, Vargas, 13-V-1987, 2159PVbis, MA 489926. Sierra del Moncayo, Santuario, 30TWM92, 1600 m, in rupibus siliceis verticalibus, Fernández Casas & al., 25-VI-1976, 1225FC, BC 633177, MAF 111238, SEV 61553; ídem, 1225, MA 323916. S<sup>a</sup> del Moncayo, Santuario, -30TWM92, H.Sainz, 2-V-1982, MAF 124406. Tabuenca, Peña de Las Armas, -30TXM11, 1200 m, in rupestribus calcareis, cum *Erinus alpinus*, *Jasione glutinosa*, *Chaenorhinum origanifolium* subsp. *cadevallii*, A.Segura Zubizarreta, 26-V-1973, 18509, MA 52089. Tabuenca, Sierra de la Nava Alta, al E del Pt<sup>o</sup> de la Chavola, 30TXM2113, 950-980 m, en roquedos de calizas, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 13-IX-1988, 2066-88, MA 468440. Tabuenca, Sierra de la Nava Alta, Cabezo del Galiano, 30TXM2013, 1000 m, fisuras y repisas del roquedo en la solana, calizas, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 10-VI-1989, 436-89, MA 485179. Tabuenca, Sierra de la Nava Alta, Cabezo del Galiano, 30TXM2113, 970-980 m, roquedo calizo de la umbría, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 10-VI-1989, 457-89, MA 485180. Tabuenca, Sierra de la Nava Alta, Peña de las Armas, 30TXM1816, 1050-1070 m, roquedos calizos en la base del morrón N, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 11-VI-1989, 497-89, MA 485182. Tabuenca, Sierra de la Nava Alta, Peña de las Armas, 30TXM1816, 1100-1130 m, roquedos calizos en umbría, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 11-VI-1989, 478-89, MA 485181. Tarazona, Sierra de Moncayo, circo N del Lobera, 30TWM9825, 1870 m, en la umbría de resaltes rocosos del circo N del Lobera, sustrato ácido, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 14-VII-1989, 812-89, MA 468438, MA 485177. Tarazona, Sierra de Moncayo, contrafuerte en la umbría de Los Angeles, 30TWM9826, 1720 m, resalte rocoso, sustrato ácido, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 14-VII-1989, 795-89, MA 485176. Puerto de la Chavola, 30TXM2113, 1000 m, fisuras de calizas, Vargas,

12-V-1987, MA 489931.

## DISCUSION

PAU (1899: 41) describió tímidamente por primera vez esta especie, sin embargo el binomen utilizado (*S. latifolia*) poseía un homónimo anterior.

Tras la descripción original de Webb como *S. moncayensis*, MALAGARRIGA (1974: 7) y VARGAS & MUÑOZ GARMENDIA (1986: 7) consideramos dicho taxon como subespecie de *S. pentadactylis* y *S. intricata*, respectivamente. Sin embargo, como consecuencia de los trabajos desarrollados a lo largo de la presente memoria doctoral hemos encontrado suficientes argumentos para mantener este taxon en rango específico.

Este criterio ha sido mantenido sucesivamente por WEBB (1964: 272, 1989: 208, 1993: 455) y considerado posteriormente por otros autores: VARGAS (1987b) y FERNANDEZ ARECES (1990: 311, & AL. 1993: 92).

Por otra parte, se consideró para esta planta una distribución ligada al Moncayo, pero como ya indicáramos (VARGAS 1987b) la localidad clásica constituye el límite altitudinal de la especie, y sin embargo, se distribuye con mayor profusión por las sierras y barrancos al sur del bajo valle del Ebro.

Además de ser *S. moncayensis* una especie muy afín a *S. losae*, tiene una estrecha proximidad a *S. vayredana* y algo más lejana a *S. intricata*.

## 8. *S. vayredana* Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 60: 413 (1913)

= *S. geranioides* L. var. *condensata* Costa, Fl. Catal.: 92 (1864)

= *S. vayredana* Luizet var. *laxa* Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 62: 147 (1915)

= *S. vayredana* Luizet var. *major* Luizet

in Bull. Soc. Bot. Fr. 62: 147 (1915)

= *S. vayredana* Luizet var. *intermedia* Luizet

in Bull. Soc. Bot. Fr. 62: 147 (1915)

– *S. vayredana* Luizet var. *typica* Luizet,

*nomen inval.*, in Bull. Soc. Bot. Fr. 62: 147 (1915)

**Indicación locotípica:** "Sierra de Montseny! (J. Soulié! Juin 1913!)"

**Iconografía:** ENGLER & IRMSCHER (1916, figura 76); BOLOS & VIGO (1984: 332).

**Material tipo:** "Société pour l'étude de la flore franco-helvétique, No.2228. Catalogne: entre Gualba et Santa Fé, éboulis siliceux vers 700 m. 2 juin 1913. Soulié"; **P** (lectótipo); lectotipificación propuesta por WEBB & GORNALL (1989: 210). **BC** (isolectótipo !).

**Descripción:** **Planta** densamente cespitosa, pubérula, de consistencia blanda, cubierta por glándulas inmersas, sésiles y pedunculadas generalmente por 1–2(5) células que le confieren un fuerte olor balsámico en verano.

**Hojas** de (5)9–14(18) x (4)7–10(12) mm, con lámina en ocasiones difícilmente distinguible del pecíolo, que al envejecer tornan a marrón con rapidez. Lámina de contorno cuneado–flabelado o flabelado, con glándulas sésiles y pedunculadas por 1(2) células, con (3)5(9) segmentos, de linear–elípticos a lanceolados, agudos, sin surco –en ocasiones con un surco fino ligeramente marcado sobre el nervio central–, márgenes con pilosidad semejante a la del haz; segmento central de (1)3–4(5) mm de longitud y de (0,4)0,6–1(1,2) mm de anchura en la parte media, generalmente indiviso; los laterales bifidos. Pecíolo de aproximadamente 1–2 mm de anchura en la parte media, de igual a 2 veces tan largo como la lámina, generalmente con un solo surco fino sobre el nervio central, con glándulas sésiles y pedunculadas por 1–3(5) células. **Tallos floríferos** de hasta 15 cm, terminales, erectos. Pie de la inflorescencia generalmente de longitud similar ó 2–3 veces la de ésta, con (0)1–2(3) hojas indivisas o divididas en 3(5)

segmentos, con glándulas sésiles y pedunculadas por 1–2(3) células. **Inflorescencia** en panícula corimbiforme o antelada, compuesta por (1)3–8(12) flores; brácteas indivisas o divididas en 3 segmentos. **Flores** con hipanto y cáliz cubiertos densamente de glándulas sésiles y pedunculadas por 1–2(3) células. Sépalos de 1–2(3) mm de longitud, linear–triangulares o triangulares, subagudos. Pétalos de (3)4–6 x 2–3(4) mm, obovados, blancos. Cápsula globosa –en ocasiones ovoidal–. **Semillas** de 0,55–0,7 x 0,2–0,4 mm, con ornamentación compuesta por micropapilas y cortas macropapilas distribuidas homogéneamente.

**Distribución:** endemismo de la Sierra del Montseny. PANAREDA & NUET (1983: 498) publicaron un detalladísimo mapa representado por puntos que indican cuadrículas de 1 km de lado. Asimismo, aparece un mapa en BOLOS & VIGO (1984: 332).

**Hábitat:** roquedos silíceos entre 700–1550 m.

#### Material estudiado:

BARCELONA: Agudas, –31TDG52, B.Masferrer, 6–VIII–1867, BC 23663. Collformic, Montseny, 31TDG42, 1120 m, fisura de roca silíceo, X.Font & M.Bernal, 20–VI–1988, MAF 135719. Massif du Monseny, Marou près Sta.Fe, –31TDG52, 1350 m, éboulis granitiques, F.Sennen, 13–VII–1913, MA 52863, 177764. Massif du Monseny, Morou près Sta.Fe, –31TDG52, 1400 m, éboulis schisteux, F.Sennen, 13–VIII–1913, MA 52862, 52860. Massif du Monseny, près Sta.Fe vers las Agudas, –31TDG52, 1350 m, Sennen, 14–VII–1913, MA 52859. Monseny, –31TDG42/52, A.C.Costa, VI, BC 613356. Monseny, –30TDG42/52, 1500 m, rochers, F.Tremols, VI–1883, MA 169041. Monseny, pr. las Agudas, –31TDG52, 1500 m, ad rupes., F.Tremols, VI–1868, BC 659225. Montseny, –31TDG42/52, 1300 m, fisuras de peñascos, Gabarde, VI–1949, MA 126972. Montseny, Agudes, –31TDG52, F.Trèmols, VII–1897, BC 654932.

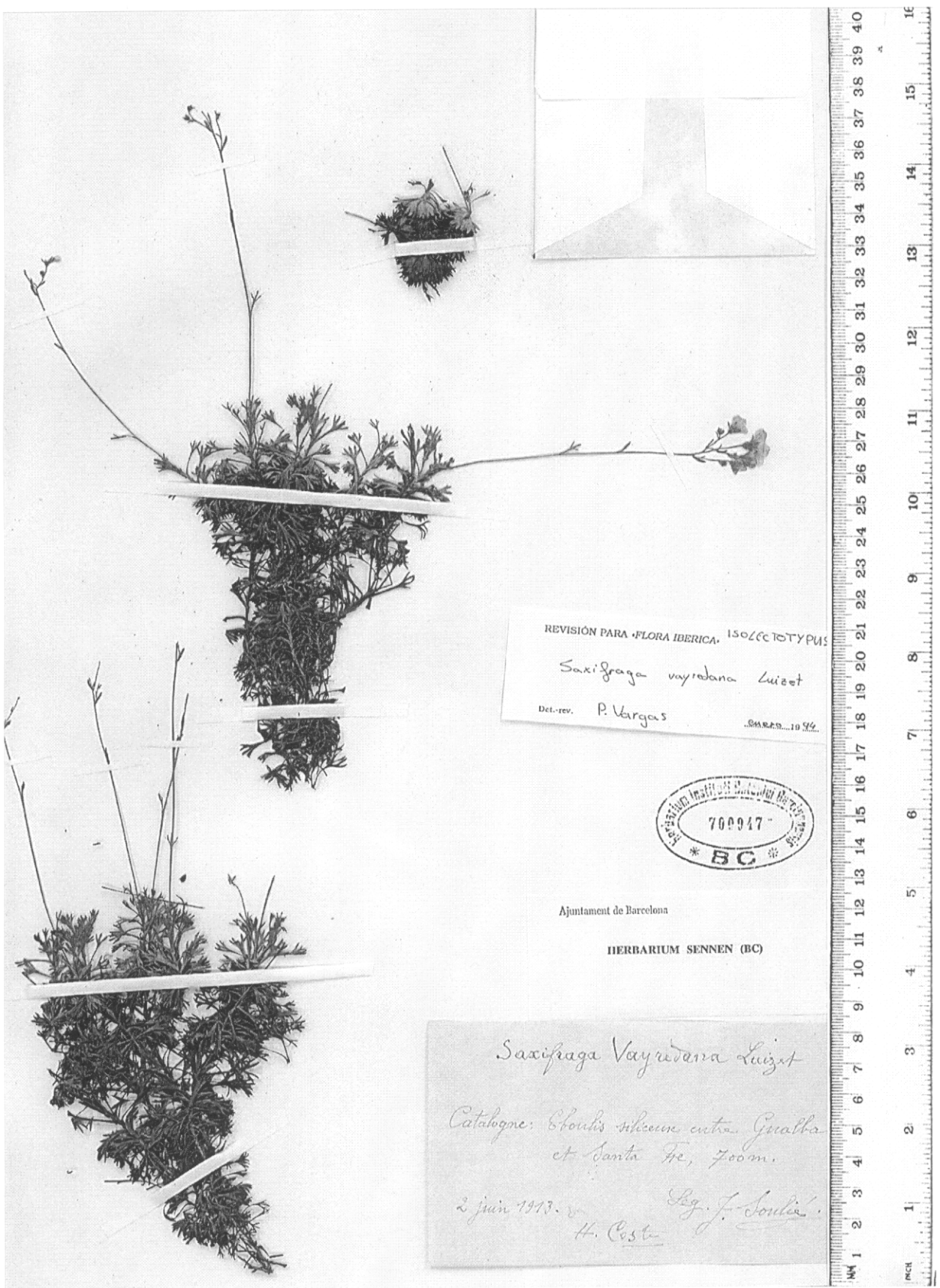
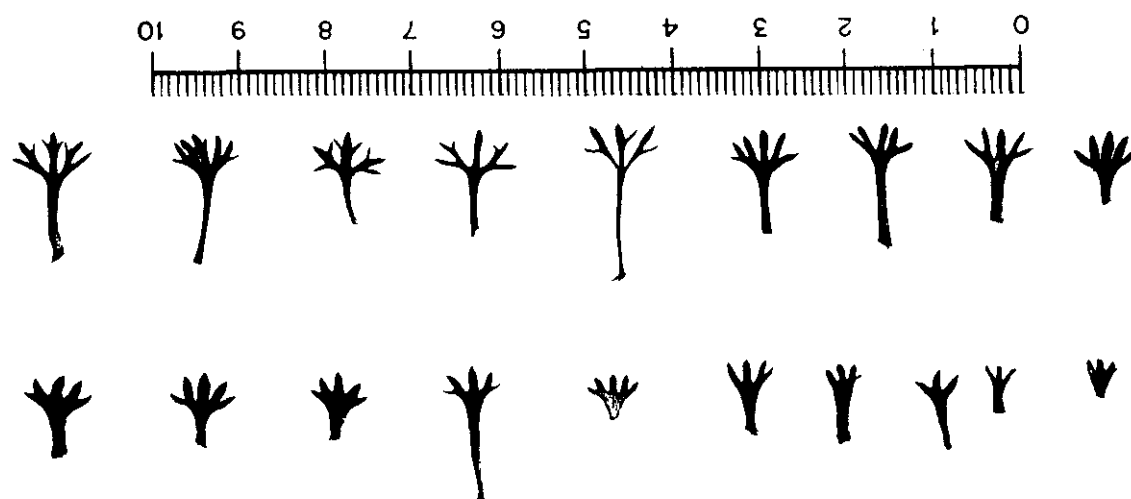
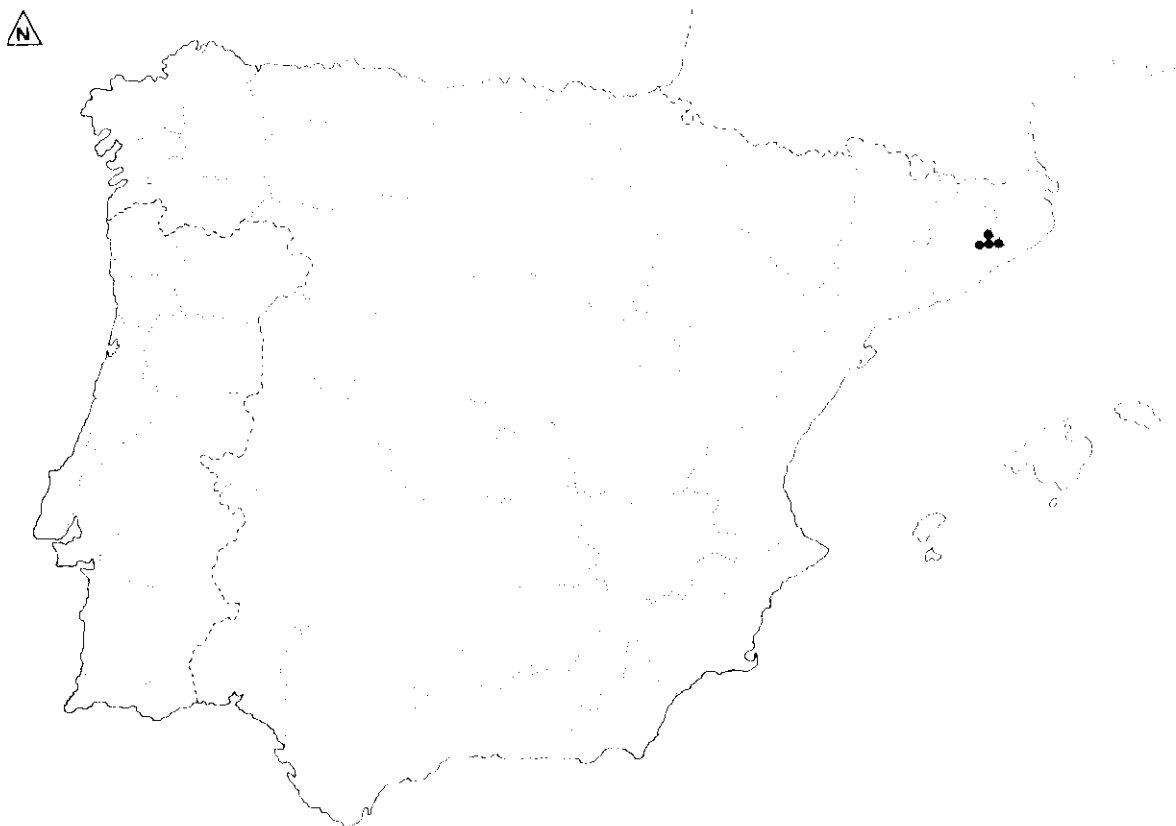


Figura 8. Material tipo (isolectotypus) de *S. vayredana* Luizet.





Variabilidad foliar de *S. vayredana* Luizet.



Pizero88

Distribución de *S. vayredana* Luizet según el material estudiado.

Montserrat, Turó de l'Home, -31TDG52, Font Quer, 14-VII-1917, BC 23624; ibídem, 14-VIII-1917, BC 23623; ibídem, 4-VI-1922, BC 603807 Montseny, hacia las Agudas, -31TDG52, rocas, J.Cadevall, 16-VII-1886, BC herbario Cadevall. Montseny, les Agudes, -31TDG52, F.Trèmols, VII-1897, BC 651311. Montseny, pr. Santa Fe, 31TDG52, 1280 m, in rupibus siliceis verticalibus, Molero, 18-VI-1978, MA 327040, BC 653323, MAF 122690, SEV 94310. Montseny, vall de l'Avençó, pr. Aiguafreda, -31TDG32, Font Quer, 15-V-1916, BC 23625. Montseny, Turó de l'Home, -31TDG52, 1550 m, in rupestribus schistosis, Font Quer, 14-VIII-1917, BC 23620. Sierra de Montseny, base de "les Agudes", 31TDG5324, 1500 m, fisuras de esquistos, Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas, 28-V-1991, 2905PV, MA. Sierra de Montseny, base de "les Agudes", exposición E, 31TDG5425, 1200 m, fisuras de esquistos, Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas, 28-V-1991, 2896PV, MA. Sierra de Montseny, pista que une las carreteras del Turó de l'Home y Sta.Fe, 31TDG5323, 1000 m, fisuras de esquistos, Luceño, Mayol, Rosselló & Vargas, 28-V-1991, 2895PV, MA. Sta. Fe de Montseny, -31TDG42, Font Quer, 14-VIII-1917, BC 23622. Torren de Las Agudas, -31TDG52, J.M.barnadés, BC 603177. Entre Gualba et Santa Fe, -31TDG52, 700 m, éboulis siliceux, J.Soulié, 2-VI-1913, BC 7000947. Entre Gualba y Santa Fe, -31TDG52, 700 m, éboulis siliceux, J.Soulié, 2-VI-1913, BC herbario Cadevall. GERONA: Sn. Segimon, -31TDG43, Gallardo, BC 125923. BARCELONA/GERONA: Altos del Montseny, rocas del último escarpe ascendiendo al Matagallo, -31TDG42, rocas, en las fisuras, Marcos, 9-VI-1948, MAF 51789. Montseny, -31TDG42/DG52, F.Trèmols, VI-1884, BC 654954. Montseny, Les Agudes, -31TDG52, Cuatrecasas, 9-VIII-1926, MAF 51788. Montseny, St.Miquel Solterra, -31TDG52, E.Vayreda, VI-1875, BC 596653. Montseny, coll de Sta. Elena, 31TDG52, Gallardo, BC 125922. San Marçal, -31TDG52, J.M.Barnadés, BC 603176.

## DISCUSION

Inicialmente COSTA (1864: 92) describió esta planta en el rango varietal subordinándola a *S. geranioides*. Posteriormente, WILLKOMM (1880: 112) consideró las plantas de la Sierra del Montseny incluibles dentro de la variedad *intricata* de la extraibérica *S. exarata*.

Desde la descripción original de LUIZET (1913: 413), la mayor parte de los autores (ENGLER & IRMSCHER 1916: 336, WEBB 1964: 372, 1989: 209, 1993: 455) admitieron el *status* taxonómico de especie; rango que nos parece totalmente apropiado para este endemismo. LUIZET (1915: 147) consideró 4 formas para esta especie que no parecen tener gran valor taxonómico.

## 9. *S. pentadactylis* Lapeyr., Fig. Fl. Pyr.: 64 (1801) subsp. *pentadactylis*

= *S. pentadactyla* D. Don in Transact. Linn. Soc. 13: 419 (1821)

= *S. obtusifida* D. Don in Transact. Linn. Soc. 13: 416 (1821)

= *S. pentadactylis* forma *minor* Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 57: 555 (1910)

= *S. pentadactylis* forma *multifida* Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 57: 555 (1910) = *S. pentadactylis* subvar. *multifida* Luizet & Soulié ex Engl. & Irmscher, Pflanzenr. 67 (IV.117): 392 (1916)

= *S. pentadactylis* forma *trifida* Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 57: 555 (1910) = *S. pentadactylis* subvar. *trifida* (Luizet) Engl. & Irmscher, Pflanzenr. 67 (IV.117): 392 (1916)

= *S. pentadactylis* forma *congesta* Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 57: 555 (1910)

= *S. pentadactylis* forma *laxa* Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 57: 555 (1910)

= *S. pentadactylis* forma *major* Luizet in Bull. Soc. Bot. Fr. 57: 555 (1910) = *S. pentadactylis* subvar. *major* Luizet & Soulié ex Engl. & Irmscher, Pflanzenr. 67 (IV.117): 392 (1916)

= *S. pentadactylis* forma *stenoloba* Luizet & Neyraut in Bull. Soc. Bot. Fr. 58: 644 (1911)

= *S. pentadactylis* var. *lanceolata* Luizet & Soulié, Bull. Soc. Bot. Fr. 60: 111 (1913)

= *S. pentadactylis* subvar. *picotii* Engl. & Irmscher, Pflanzenr. 67 (IV.117): 392 (1916)

= *S. pentadactylis* forma *luizetii* Engl. & Irmscher, Pflanzenr. 67 (IV.117): 392 (1916)

= *S. pentadactylis* var. *typica* Engl. & Irmscher, *nomen inval.*, Pflanzenr. 67 (IV.117): 392 (1916)

Indicación locotípica: "A l'ombre, sur les rochers élevés dans la partie orientale de la chaîne. A Cambredazes; au Laurenti; à Amsur; Dent d'Orlu."

Iconografía: LAPEYROUSE (1801, lámina 40); FLAHAULT (1912, lámina 80); ENGLER & IRMSCHER (1916, lámina 90); BOLOS & VIGO (1984: 329); VARGAS (1991: 42).

**Material tipo:** LAPEYROUSE (1801, lámina 40 I); lectotipificación propuesta por WEBB & GORNALL (1989: 212).

**Descripción:** **Planta** densamente cespitosa, glabra, rígida, viscosa, con numerosas glándulas inmersas que le confieren olor balsámico en verano. **Hojas** de (10)15–25(30) x (5)8–12(15) mm, con lámina en ocasiones difícilmente distinguible del pecíolo, de consistencia coriácea, que al envejecer tornan a amarillo pajizo y después a marrón. Lámina de contorno cuneado-flabelado –en ocasiones flabelado–, con 3–7 segmentos, lineares, obtusos y con un surco fino sobre el nervio central; segmento central de (3)5–7(8) mm de longitud y de (0,2)0,3–0,7(1) de anchura en la parte media, generalmente indivisos; los laterales bífidos. Pecíolo de aproximadamente 1 mm de anchura en la parte media, de 1–2 veces tan largo como la lámina, con un surco fino sobre el nervio central. **Tallos floríferos** de hasta 15 cm, terminales, erectos. Pie de la inflorescencia de longitud de 1–4 veces la de la ésta, con (0)1–2(3) hojas divididas en (3)5 segmentos. **Inflorescencia** en panícula ovoidal, corimbiforme o antelada, compuesta por 8–15(23) flores; brácteas indivisas o divididas en 3–5 segmentos. **Flores** con hipanto y cáliz cubiertos de glándulas sésiles. Sépalos de 2–3 mm de longitud, de linear–triangulares a linear–ovados, obtusos. Pétalos de 3–5(7) x 2–3 mm, de linear–obovados a obovados, blancos. Cápsula globosa –en ocasiones ovoidal–. **Semillas** de 0,5–0,9 x 0,2–0,4 mm, con ornamentación compuesta únicamente por micropapilas homogéneamente distribuidas.

**Distribución:** endemismo de los Pirineos orientales. Aparece un mapa en BOLOS & VIGO (1984: 329).

**Hábitat:** roquedos silíceos entre 1850–3100 m.

#### **Material estudiado:**

GERONA: Cerdanya, Vall de Ribes, Tossa del Pes dels Lladres, –31TDG39, 2660 m, J.Vigo & A.Anglada, 21–VII–1968, BC 601605. Montes de Nuria, –31TDG39, 2000 m, ad rupes., Trémols, VII–1870, BC 659230. Puigmal, –31TDG29, 2800 m, in rupestr., Cuatrecasas, 21–VII–1922, MAF 51637. Puigmal, –31TDG29, 2700 m,

in rupestr., Cuatrecasas, 21–VII–1922, MAF 51474. Cumbres del Puigmale, Ribas de Freser, 31TDG2794, 2700–2900 m, pedrizas y cantiles, L.Villar, 3–VIII–1974, JACA 534974.

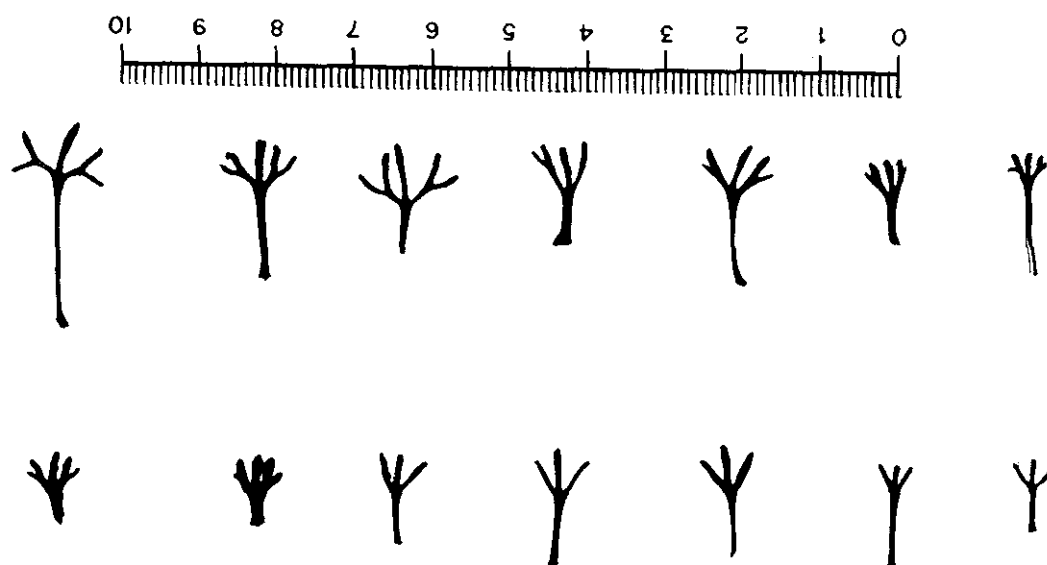
LERIDA: Arcallís, –31TCG49, 2300 m, peñascos, P.Font Quer, 24–VII–1912, BC 23555. Unarre, mont Rouch d'Espagne, 31TCH42, 2700 m, rochers siliceux, J.Soulié, 28–VII–1913, BC 23556. Valferrera, Pica d'Estats, –31TCH62, 2800 m, tarteras esquístos, J.E.Faneny, 11–VII–1975, BC 620989. Pic de Flamicella, vall de Cardós, Tabescan, J.Llensa & Gelceu?, 3–VIII–1964, BC 596237. Port de la Bonaigua, cara E, frente a la Ermita de la Verge d'Ares, 31TCH3623, 1850 m, umbría granítica, L.Villar, 12–IX–1981, JACA 264081.

LERIDA/GERONA: Ull de Ter, Recons de Morens, 2200 m, Cuatrecasas, 20–VII–1921, MAF 51473.

ANDORRA: Pic Negre de Envalira, –31TCH90, peñascos, Lusa & Montserrat, VII–1940, MAF 51667. Port Tristaina, El Serrat, 31TCH7621, 2120 m, grietas de roca silícea, S.Castroviejo & al., 6–VII–1992, MA 512045. Lagos de El Serrat, 31TCH72, 2200 m, fisuras de granitos, Guzmán, Luceño & Vargas, 6–VIII–1990, 2828PV, MA. Andorra, Vall del Riu Pic Negre de Envalira, –31TCH90, 2700 m, Lusa y Montserrat, VII–1949, MAF 51627.

FRANCIA: Cerdagne, Vallée de Lanoux, –31TDH11, 2150 m, rochers, F.Sennen, 14–VIII–1916, MA 53018. Pyrénées–Orientales, massif du Canigou, Vallée de St-Vincent, Canigou de Fillol, –31TDH50, 2413 m, rochers, E.J.Neyraud, 23–VII–1911, MA 53022. V. de Galve, Capcir, Espoussouille, Portaille d'Orly, 31TDH2021, 1900–2000 m, pie cantil esquíto, P.Montserrat & L.Villar, 9–VI–1983, MAF 114141. Desde Refugio de Cortalets hasta la cumbre del Canigó, 31TDH5509, 2200–2700 m, piso subalpino y alpino, L.Villar, 5–VIII–1974, JACA 536674.

LOCALIDADES INCIERTAS: Pyr. orient., Vallée de Caranga, –31TDH30, G.Gautier, 20–VII–1881, MAF 51666. Pyrenaeis, inter Riufret et "el Collet de la Pla", 3000–3100 m, Llensa, 3–VIII–1949, BC 110605.



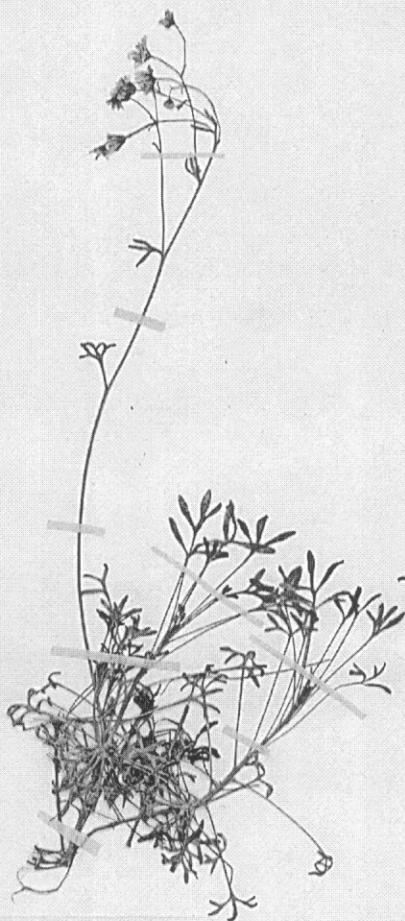
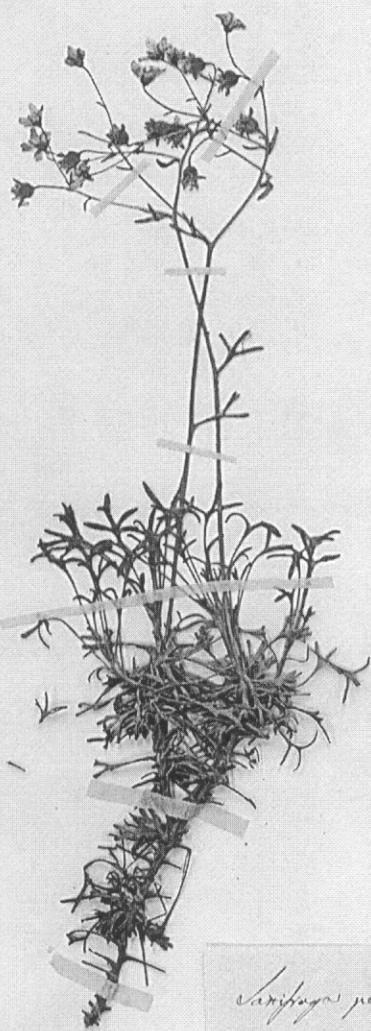
Variabilidad foliar de *S. pentadactylis* Lapeyr. subsp. *pentadactylis*.



Pizarro88

Distribución de *S. pentadactylis* Lapeyr. subsp. *pentadactylis* según el material estudiado.





*Saxifraga pentadactylis* Lapeyr.

Her. 28. Jul. 1851

Dr. J. J. L. Lapeyr. à la Pierre.  
d'Agay. Dubaut.



Figura 9. Material de *S. pentadactylis* Lapeyr. subsp. *pentadactylis*.



## DISCUSION

Desde su descripción original, *S. pentadactylis* ha sido admitida en el rango específico por prácticamente todos los autores (WILLKOMM 1893: 208, WEBB 1964: 42, 1989: 212, 1993: 455, FERNANDEZ ARECES 1990: 324, & AL. 1993: 95). Además, otros botánicos (ROUY & CAMUS 1901: 63, LUIZET 1910: 555, ENGLER & IRMSCHER 1916: 390) han propuesto numerosos táxones infraespecíficos subordinados a esta especie, por ejemplo Engler & Irmscher admitieron 12 táxones infraespecíficos entre variedades, subvariedades y formas.

Por otra parte, WEBB (1964: 371) admitió un grupo de especies entorno a *S. pentadactylis* ("*S. pentadactylis* group") en el que incluye: *S. pentadactylis*, *S. fragilis*, *S. trifurcata*, *S. canaliculata* y *S. camposii*; más tarde (WEBB & GORNALL 1989; WEBB 1993) no consideró dicho grupo.

Si bien nadie duda del rango específico que debiera considerarse, ciertas plantas son difíciles de clasificar a causa de la hibridación, frecuente en este taxon. A continuación indicamos algunos de los híbridos descritos, en los que este taxon actúa como progenitor: *S. x ladaniifera* Lapeyr. (= *S. pentadactylis* subsp. *pentadactylis* x *S. geranioides*), *S. x martyi* Luizet & Soulié (= *S. pentadactylis* subsp. *pentadactylis* x *S. moschata*), *S. x verguinii* Luizet & Soulié (*S. pentadactylis* subsp. *pentadactylis* x *S. pubescens* subsp. *pubescens*).

**10. *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana*** (Boiss. ex Willk.) Rivas Mart. in Anales Inst. Bot. Cavanilles 21(1): 229 (1963)

= *S. willkommiana* Boiss. ex Willk., Suppl. Prodr. Fl. Hispan.: 208 (1893) [basiôn.] – *S. camposii* Boiss. var. *willkommiana* (Boiss. ex Willk.) Nyman, *comb. inval.*, Consp. Fl. Eur. 2: 270 (1879) – *S. willkommiana* Boiss. ex Leresche & Levier, *nomen nudum*, Deux Escurs. Bot.: 189 (1880) – *S. willkommiana* Boiss. ex Engler, *nomen nudum*, in Verh. K. K. Zool.-Bot. Ges. Wien 19: 556 (1869) = *S. pentadactylis* var. *willkommiana* (Boiss. ex Willk.) Engl. & Irmscher, Pflanzenreich 67 (IV.117): 393 (1916) – *S. pentadactylis* subsp.

*willkommiana* (Boiss. ex Willk.) M.Laínz, *comb. superf.*, in Bol. Inst. Estud. Asturianos, Supl. Ci. 10: 192 (1964)

= *S. caballeroi* Cámara & Sennen, Diagn. Nouv. Pl. Espagne Maroc: 267 (1936) = *S. willkommiana* Boiss. ex Willk. subsp. *caballeroi* (Cámara & Sennen) V.Fuente in Lazaroa 8: 217 (1987) – *S. pentadactylis* Lapeyr. var. *caballeroi* (Cámara & Sennen) Cámara, *comb. inval.*, in Anales Estac. Exp. Aula Dei 3: 305 (1955)

– *S. moncayensis* D.A. Webb var. *camerana sensu* A. Segura in Anales Inst. Bot. Cavanilles 32(2): 767 (1975)

**Indicación locotípica:** "In fissuris rupium glareosisque regionis subalpin. Hispaniae central. passim: *S.* de Moncayo juxta sanctuarium cop. Wk.; *S.* de Guadarrama, BSS., REUT.! supra Navacerrada in cac. Cerro del Aguila, LGE.!"

**Iconografía:** CAMARA (1955, figura 15); FUENTE GARCIA & SANCHEZ MATA (1988, figura 1).

**Material tipo:** COI (no visto), MA (!).

**Descripción:** **Planta** densamente cespitosa, glabra, rígida, viscosa, con numerosas glándulas inmersas que le confieren olor y aspecto balsamíferos en verano. **Hojas** de (7)15–25(45) x (4)6–12(20) mm, con lámina en ocasiones difícilmente distinguible del pecíolo, coriáceas, que al envejecer tornan a amarillo pajizo y después a marrón. Lámina de contorno cuneado-flabelado –en ocasiones flabelado–, con 3–5(9) segmentos, de lineares a linear-elípticos, obtusos y con un surco fino sobre el nervio central; segmento central de (2)5–8(13) mm de longitud y (0,3)0,5–1(1,5) mm de anchura en su parte media, generalmente indivisos; los laterales bífidos. Pecíolo de aproximadamente 1–2 mm de anchura en su parte media, de longitud de 1–2 veces la de la lámina, con un surco fino sobre el nervio central. **Tallos floríferos** de hasta 17 cm, terminales, erectos. Pie de la inflorescencia de longitud menor, 1–3 veces la de ésta, con (0)1–2(3) hojas indivisas o

divididas en 3(5) segmentos. **Inflorescencia** en panícula ovoidal, corimbiforme o antelada, compuesta por (3)8–15(20) flores; brácteas indivisas o divididas en 3 segmentos. **Flores** con hipanto y cáliz cubiertos de glándulas sésiles. Sépalos de 1–2,5 mm de longitud, triangulares, obtusos. Pétalos de (2)3–5(7) x 2–3 mm, de longitud inferior a 2 veces la anchura, de linear-obovados a obovados, blancos. Cápsula globosa –en ocasiones ovoidal–. **Semillas** de 0,5–0,95 x 0,25–0,4 mm, con ornamentación compuesta únicamente por micropapilas homogéneamente distribuidas.

**Distribución:** endemismo de las sierras elevadas de la mitad norte peninsular. Existe un mapa en FUENTE & SANCHEZ (1988: 261), confeccionado con diferente criterio taxonómico al adoptado por nosotros.

**Hábitat:** roquedos silíceos entre 1000–2500 m.

#### Material estudiado:

AVILA: Cepeda la Mora, La Serrota, El Nevero, 30TUK2586, 2260 m, D.Sánchez-Mata & P.Cantó, 25-VII-1982, MAF 124381. Nava del Barco, 30TTK8156, 2100 m, fisuras graníticas, M.Luceño & P.Vargas, 29-VII-1986, MA 514534. Sierra de Béjar, Calvitero, 30TTK6763, 2400 m, fisuras de granitos, Vargas, 11-VII-1987, 2399PV, MA. Sierra de Béjar, El Trampal, 30TTK66, Castroviejo, Fraile, Muñoz Garmendia, Nieto & Rico, 10-VII-1989, MAF 135797. Sierra de Béjar, entre Peña Negra y el Canchal Negro, 30TTK76, 1800–2000 m, fisuras graníticas, M.Luceño & P.Vargas, 9-VII-1987, 11187ML, MA 514463. Sierra de Gredos, Nava del Barco, –30TTK86, 2000 m, fisuras graníticas, Luceño & Vargas, 29-VI-1986, MA 335533. Sierra de Gredos, Nava del Barco, 30TTK8157, 2000 m, fisuras graníticas, Luceño & Vargas, 29-VI-1986, 1344PV, MAF 135482. Sierra de Malagón, Cueva Valiente, –30TUL90, 1900 m, P.Cantó, 12-VII-1982, MAF 124392; ibídem, 31-VII-1983, MAF 124396. Sierra de Tormantos, Navalguijo, La Covacha, subida a Laguna Cuadrada, –30TTK75, fisuras esciófilas, S.Rivas Martínez & al., 24-VII-1983, MAF 124377, 124376. Sierra del Zapatero, el Portacho del Zapatero, –30TUK38, 2000 m, roquedos graníticos, Fuertes & Ladero,

8-VII-1978, MAF 109045. Sierra del Zapatero, el Portacho del Zapatero, –30TUK48, 2000 m, roquedos graníticos, Fuertes & Ladero, 8-VII-1978, SALA 20275. S<sup>a</sup> de Béjar, El Trampal, –30TTK66, S.Castroviejo, C.Fraile, F.Muñoz, G.Nieto & E.Rico, 10-VII-1989, MA 494400.

BURGOS: Nella, Picos de Urbión, Tresprovincias, 30TWM0752, 2020 m, en grietas de la umbría en los grandes bloques de la cima, M.B.Fz. de Betoño & J.A.Alejandro, 31-VII-1988, MA 468559. Santacruz del Valle Urbión, San Millán, 30TVN8375, 2050 m, grietas de roquedos de la umbría, sustrato ácido, B.Fz.de Betoño & J.A.Alejandro, 15-VIII-1986, MA 365974, MA 365922. Sierra de la Demanda, Fresneda de la Sierra Tirón, Pozo Negro, 30TVM9176, 1850 m, roquedos de la umbría, silíceo, B.Fz. de Betoño & J.A.Alejandro, 20-VII-1986, MA 365980. Macizo de la Demanda, Fresneda de la Sierra Tirón, por encima de Pozo Negro, 30TVM9175, 1800–1900 m, en resaltes rocosos y laderas de umbría, B.Fz.de Betoño & J.A.Alejandro, 3-VI-1990, MA 493541.

CACERES: Sierra de Béjar, El Calvitero, –30TTK66, E.Rico, 22-VIII-1983, SALA 34727.

CANTABRIA: Peña Prieta, 30TUN56, Borja & Rivas Martínez, 1962–63, MAF 100901. Peña Prieta, –30TUN56, peñascos sombríos, Borja & Rivas Mart., 1963, MA 197795. Vega de Liébana, macizo de Peña prieta, 30TUN5865, 2340–2380 m, al pie de roquedos de la umbría, conglomerados silúricos, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 16-VII-1990, MA 493546. Vega de Liébana, macizo de Peña prieta, 30TUN5965, 2520 m, grietas de conglomerados de la cumbre, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 30-VII-1990, MA 493536.

GUADALAJARA: La Torna-Pin-Hierro, –30TVL64, V.Fuente, 23-V-1982, MAF 124400. alto del Ocejón, Majaelrrayo, –30TVL75, roquedos, J.A.Demetrio Jiménez, 1983, MAF 124389. cumbre del Ocejón, –30TVL75, comunidades oromediterráneas, V.Fuente, VII-1980, MAF 124394.

LA RIOJA: Monte de S. Lorenzo, –30TWM07, 2100 m, éboulis, F.Cámara, 19-VII-1935, 9871, MAF 51353.

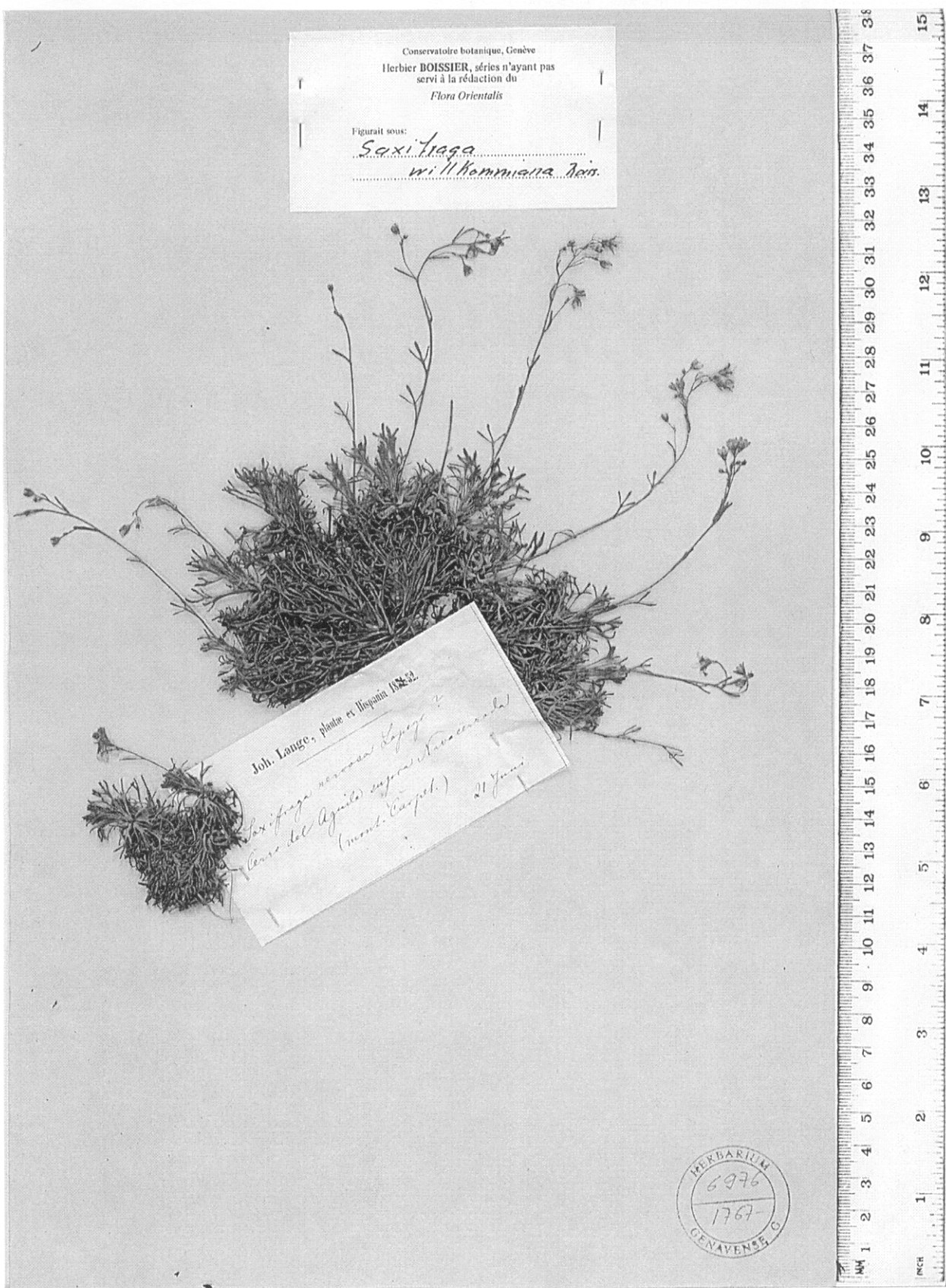
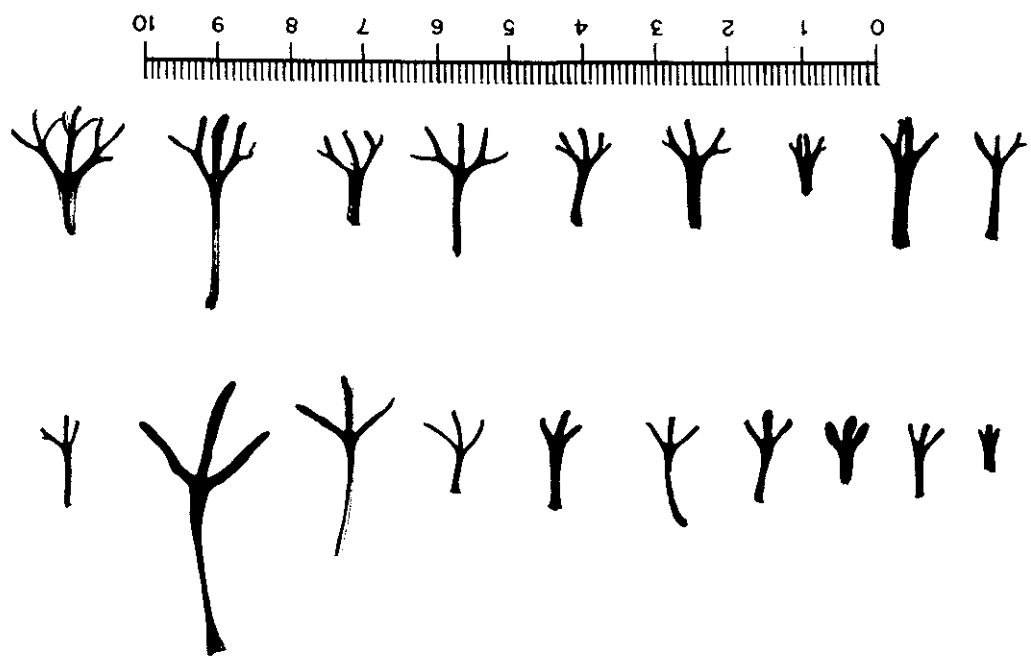
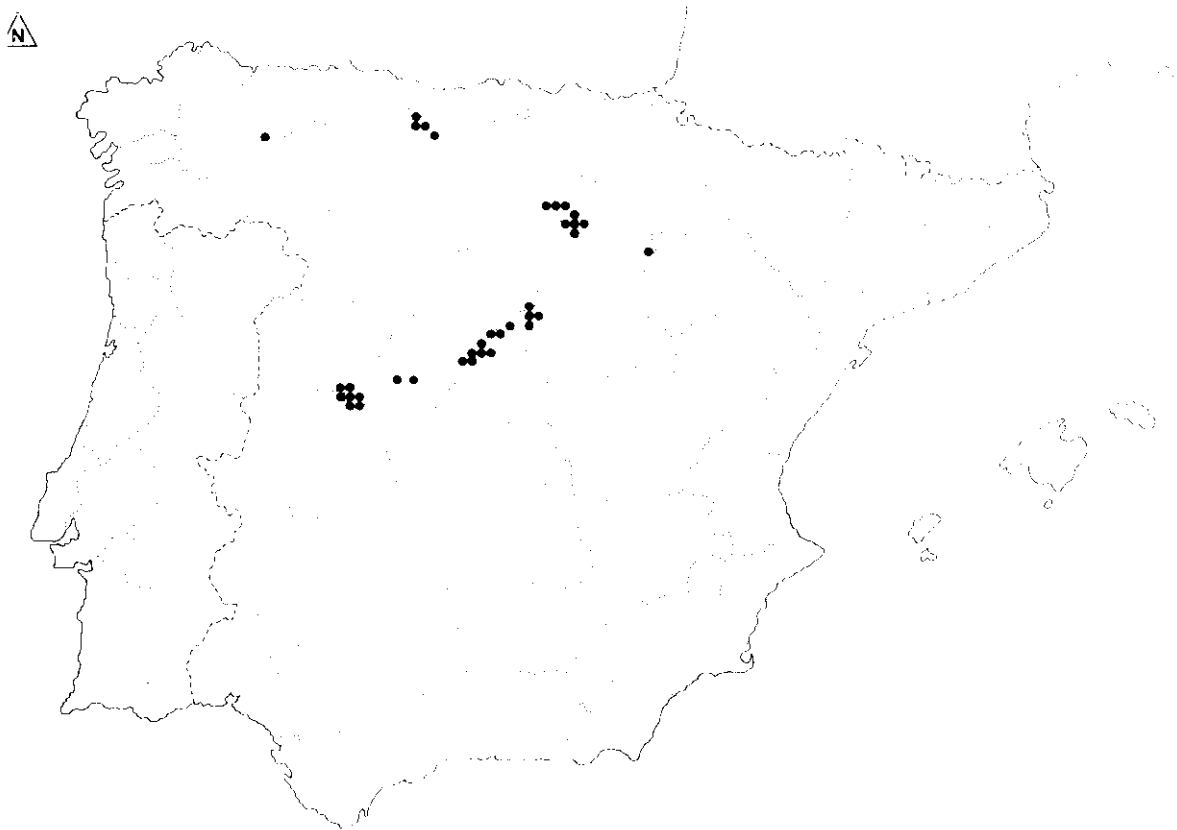


Figura 10. Material de *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* (Boiss. ex Willk.) Rivas Mart.





Variabilidad foliar de *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* (Willk.) Rivas Mart.



Pizarro88

Distribución de *S. pentadactylis* subsp. *willkommiana* (Willk.) Rivas Mart. según el material estudiado.



- S. Millán de la Cogolla, 30TWM0276, 2000 m, fisuras de esquistos, Luceño & Vargas, 29-VII-1987, 2542PV, MA 379013. Sierra Cebollera, Villoslada de Cameros, 30TWM2850, 2000 m, en crestas rocosas, sustrato ácido, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 18-VII-1988, MA 468501. Sierra Cebollera, Villoslada de Cameros, 30TWM2551, 2000 m, en fisuras de las crestas y roquedos de la umbría, sustrato ácido, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 17-VII-1988, MA 468538. Sierra de San Lorenzo, Pico el Gitano, -30TWM07, Amich & Sánchez, 11-VII-1981, SALA 23191. Sierra de San Lorenzo, pico el Gitano, -30TWM07, F.Amich & J.Sánchez, 11-VII-1981, SEV 121971; ídem, SEV 121971. Sierra de San Lorenzo, Pico de San Lorenzo, 30TWM0376, 2225 m, fisurícola en granitos, en comunidades de *Saxifragion caballeri*, Amich & Herrero, 21-VII-1984, MAF 131381. Sierra de San Lorenzo, pico de San Lorenzo, 30TWM0376, 2225 m, fisurícola en granitos, Rivas-Martínez & Sáenz, 21-VII-1984, MA 456591. Sierra de la Demanda, Ezkaray, Necutia, 30TVM9671, 1950 m, fisuras y rellanos de roquedos ácidos, F.Heras & J.A.Alejandro, 12-VII-1985, BC 340734. Sierra de la Demanda, San Millán de la Cogolla, barranco Mulo del San Lorenzo, 30TWM0576, 1800-1830 m, grietas de los roquedos de la umbría, sustrato ácido, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 8-VII-1990, MA 493544. Sierra de la Demanda, Anguiano, barranco Tobía, 30TWM0675, 1840-1950 m, grietas de roquedos de la umbría, sustrato ácido, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 8-VII-1990, MA 493543. Sierra de la Demanda, San Millán de la Cogolla, barranco Mulo, 30TWM0576, 1750 m, roquedos esquistosos en umbría, F.Heras & J.A.Alejandro, 12-VII-1985, MA 340735. Sierra de la Demanda, Ezcaray, San Lorenzo, 30TWM0277, 2100 m, vertiente de la umbría, sustrato ácido, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 20-VII-1990, MA 493537. Sierra de la Demanda, Ezcaray, San Lorenzo, 30TWM0277, 2000 m, vertiente de la umbría, sustrato ácido, roquedos, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 20-VII-1990, MA 493539. Viniegra de Abajo, 30TWM1360, 1130 m, grietas de los roquedos, pizarras ácidas, en talud de la carretera, B.Fz.de Betoño & J.A.Alejandro, 19-VIII-1988, MA 468498. Viniegra de Abajo, Picos de Urbión, 30TWM1051, 2220 m, grietas de los roquedos cimeros, sustrato ácido, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 29-VII-1988, MA 468499. Viniegra de Abajo, arroyo Urbión, 30TWM1264, 1000 m, fisuras de esquistos, Alejandro, Gil Zúñiga, Luceño & Vargas, 9-VII-1989, 2824PV, MA. Macizo de la Demanda, Ezcaray, 30TVM9972, 1970 m, grietas de roquedos de umbría, sustrato ácido, J.A.Alejandro, 25-VII-1990, MA 493535. pico de San Lorenzo, -30TWM07, 1800 m, in rupestribus vel glareosis siliceis, A.Segura Zubizarreta, 29-9-1972, 18518, SEV 52142.
- LEON: Alto del Mustallar, 29TPH7545, 1930 m, en grietas, S.Castroviejo, 29-VI-1982, MA 335528; ídem, MA 335528. Boca de Huérgano, macizo de Peña Prieta, Los Altares, 30TUN5866, 2350 m, crestas de conglomerados, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 3-VII-1990, MA 493534. Boca de Huérgano, macizo de Peña Prieta, valle de Lechada, Las Lomas, 30TUN5764, 2300-2400 m, crestas rocosas y laderas de umbría, sustrato ácido, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 14-VII-1990, MA 493534. Boca de Huérgano, macizo de Peña Prieta, Hoyo de Vargas, W pico Cuartas, 30TUN5664, 2300 m, grietas de roquedos calizos, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 15-VII-1990, MA 493545. Boca de Huérgano, macizo de Peña Prieta, 30TUN5766, 2000-2100 m, grietas y roquedos de umbría, conglomerados, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 3-VII-1990, MA 493533. Llánaves de la Reina, -30TUN56, S.Rivas-Martínez & al., 20-VII-1982, MAF 124386. Llánaves de la Reina, inter oppidulum Portilla de la Reina et saltum Puerto de Pandetrave dictum, 30TUN47, 1500 m, in rupibus siliceis verticalibus, J.Fernández Casas & Mayor López, 16-VII-1984, 8684, MAF 132926, MA 367083, MA 393693. Sierra de los Ancares, Mustallar, -29TPH74, 1900 m, J.Gutián, 1985, MAF 124385. inter oppidula Los Espejos et Portilla de la Reina, 30TUN46, 1200 m, in rupibus siliceis verticalibus, A.Ceballos, H.Hern & Fernández Casas, 13-V-1980; 3112, MAF 116102; ibídem, 13-V-1980, MA 416533. LUGO: Sierra de Ancares, cumbre del Pico Mustallar, -29TPH74, F.Bellot & B.Casaseca, 23-VII-1952, SALA 3059. Cumbre del Mustallar, -29tph74, F.Bellot, 23-VII-1952, MA 197973.
- MADRID: Cabeza de Hierro, -30TVL21, fisuras de rocas, S.Rivas Goday, 15-VI-1956, MAF 93956. Cerro del Telégrafo, -30TVL11, 1970 m, en grietas de rocas graníticas, S.Rivas Martínez, 10-VII-1956, MAF 84081. Guadarrama, -30TVL00, B.Lázaro, MAF 51469. Guadarrama, Cabeza de Hierro, -30TVL21, fisuras de rocas, S.Rivas Goday, 15-VI-1956, MA 342742. Guadarrama, Siete Picos, -30TVL11, 1800 m, Cuatrecasas, 24-VI-1928, 497, MAF 51800.



Guarramillas, -30TVL11, 2145 m, M.Crecott, 22-VII-1927, MAF 56774. La Pedriza, -30TVL21, S.Rivas Martínez & Heywood, 1-VI-1975, MAF 104409. Parque Natural del Peñalara, Dos Hermanas, 30TVL1821, 2300 m, fisuras de gneises, Vargas, 30-VII-1992, 3129PV, MA. Peñalara, -30TVL12, Rivas Mateos, 15-V-1924, MAF 51467. Peñalara, -30TVL12, 2400 m, J.Cuatrecasas, 31-VII-1934, MAF 51799. Peñalara, -30TVL12, Zabala, MAF 56778. Peñalara, 30TVL12, 2200 m, S.Castroviejo & E.Valdés-Bermejo, 18-VI-1976, 454bis EV, MA 335525. Pico de la Maliciosa y picos altos de Guadarrama, -30TVL11, Mas y Guindal, VII-1893, MAF 63107. Sierra de Guadarrama, Borja & Rivas Martínez, VI-1962, MAF 71859. Sierra de Guadarrama, Cercedilla, -30TVL11, F.Beltran & C.Vicioso, VII-1912, MA 177770. Sierra de Guadarrama, supra Cercedilla, E.Valdés, 18-VI-1975, MA 323735. Sierra de Guadarrama, Alto de Las Guarramas, -30TVL11, S.Rivas Martínez, 4-VII-1977, MAF 100073. Sierra de Guadarrama, Siete Picos, -30TVL11, 2100 m, L.G.Sancho, 28-VI-1980, MAF 124398. Sierra de Guadarrama, Cabezas de Hierro, -30TVL21, 2300 m, L.G.Sancho, 29-VI-1980, MAF 124399. Sierra de Guadarrama, paredones de la laguna de Peñalara, 30TVL1921, 2000 m, Luceño & Vargas, 9-VI-1991, 2946PV, MA. Sierra de Guadarrama, Montón de Trigo, -30TVL01, 2150 m, comunidades rupícolas oromediterráneas, L.G.Sancho, 22-VI-1980, MAF 124401. Sierra de Guadarrama, Las Guarramillas, -30TVL11, 2130 m, associations oroméditerranéennes de fissures sur rochers siliceux, *Saxifragetum willkommianae*, S.Rivas Martínez, 4-VII-1977, MAF 104879, BC 629671; ibidem, en associations oroméditerranéennes de fissures sur rochers siliceux, 4-VII-1977, MA 303865. Sierra de Guadarrama, Peñalara, -30TVL12, comunidades rupícolas oromediterráneas, S.Rivas-Martínez, J.Izco & M.Costa, 11-VII-1973, MAF 124395. Sierra de Guadarrama, Peñalara, -30TVL12, 2200 m, comunidades rupícolas oromediterráneas, *Saxifragetum caballeroi*, V.Fuente & D.Sánchez-Mata, 28-VI-1985, MAF 124397. Sierra de Guadarrama, cima de Peñalara, 30TVL1923, 2430 m, fisuras de gneis, Luceño, Vargas & al., 7-VII-1986, MA 485393. Sierra de Guadarrama, laguna Grande del Peñalara, 30TVL1922, 2300 m, fisuras húmedas de gneis, Luceño, Vargas & al., 7-VII-1986, MA 485393. Sierra de Guadarrama, El Nevero, -30TVL23, grietas de roca, A.Crespo, E.Barreno & al., 11-VII-1975, MAF 124393; ibidem, en in fissuris rupium graniticarum, C.Vicioso, VII-1914, BC 23597. Sierra de Guadarrama, puerto de

Lozoya, -30TVL33, in fissuris rupium, C.Vicioso, VII-1916, MA 53031. Sierra de Guadarrama, 1300-2400 m, rochers, F.Beltran & C.Vicioso, VI,VII-1912, MA 53030. Sierra de Guadarrama, collado E del pico Nevero, 30TVL2837, 2000 m, suelos pedregosos, Vargas, 18-VI-1991, 2949PV, MA. Sierra del Guadarrama, Cabeza de Hierro, -30TVL21, 2360 m, J.Cuatrecasas, 26-VII-1934, 4376, MAF 51801. Siete Picos, -30TVL11, Rivas Mateos, 22-VI-1924, MAF 51468. Bajada de Peñalara a la Laguna, 30TVL12, 2200 m, S.Castroviejo & E.Valdés-Bermejo, 18-VI-1976, MA 323734. Cerro del Aguila supra Navacerrada, -30TVL11, J.Lange, 21-VI-1852, MA 153068. Cumbre de Peñalara, -30TVL12, L. & A. Aterido, VII-1924, MA 153057. in cacum Peñalara, -30TVL12, 2400 m, S.Rivas Goday, 10-VIII-1947, MAF 51668.

PALENCIA: Curavacas, vertiente norte, 30TUN6459, 2520 m, fisuras silíceas, Argüelles, Lafnz, M.Luceño & P.Vargas, 24-VIII-1986, 1516PV, MA 484650. Picos de Europa y Peña Prieta?, -30TUN56, S.Rivas-Martínez & al., 4-IX-1983, MAF 124387. Macizo del Curavacas, -30TUN65, S.Rivas-Martínez & al., 2-IX-1983, MAF 124388. subida al Curavacas, 30TUN5582, 1480-2300 m, Castroviejo, G.López & E.Valdés-Bermejo, 11-VII-1978, 4217EV, MA 323490.

SALAMANCA: Navacarros, -30TTK67, F.Amich, F.Herrero & J.A.Sánchez Rodríguez, 10-VII-1984, SALA 35244. Sierra de Béjar, Candelario, Hoya Moro, -30TTK77, Rico & Sánchez, 20-VII-1979, SALA 20085. Sierra de Béjar, Cejas del Trampal, Calvitero norte, -30TTK66, 2100 m, S.Rivas Goday, 27-VIII-1941, MAF 89474. Sierra de Béjar, El Trampal, 30TTK6865, 2300y2700 m, peñascos graníticos, G.Nieto Feliner, S.Castroviejo, F.Muñoz, E.Rico & al., 10-VII-1989, MA. Sierra de Béjar, Laguna del Trampal, -30TTK66, F.J.Fernández Díez, 30-VII-1974, SALA 6628. Sierra de Béjar, entre el Calvitero y El Trampal, -30TTK66, fisuras de granitos, F.Navarro & C.J.Valle, 28-VII-1982, MAF 114265. Sierra de Béjar, garganta del Oso, 30TTK7171, 1800 m, en comunidades de *Hieracio carpetani-Saxifragetum* (gredensis) almanzorii, Amich & Herrero, 15-VII-1983, MAF 131073; ibidem, en comunidades de *Hieracio carpetani-Saxifragetum*

almanzorii, 15-VII-1983, MA 456593.

SEGOVIA: Arcones, -30TVL4148, T.Romero, 4-VII-1985, SALA 40679. Cerezo de Arriba, El Lobo, -30TVL65, T.Romero, VII-1984, SALA 40680. Cerezo de Arriba, La Pinilla, -30TVL66, E.Rico, X.Giraldez & T.Romero, 17-VII-1985, MAF 135828. Cerezo de Arriba, Sierra de Ayllón, pico del Lobo, 30TVL6059, 2080 m, en grietas de roquedos de la umbría, sustrato ácido, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 15-VIII-1988, MA 468561. Estación de esquí de la Pinilla, 30TVL6160, 2000 m, fisuras de cuarcitas, Luceño, Muñoz Garmendia & Vargas, 6-VII-1985, 840MG, MA 485385. Pto de la Quesera, 30TVL66, fisuras de rocas graníticas, J.Gómez, G.López & E.Valdés, 26-VI-1973, MA 323639.

SORIA: Moncayo, -30TWM92, silíceo, E.Fuertes, 14-VIII-1972, MAF 92623. Pico Urbión, -30TWM15, G.Navarro, 9-VII-1985, MAF 124409. Pico de Urbión, -30TWM15, Font Quer, 8-VII-1914, 829, BC 23595. Urbión, -30TWM15, fisuras de las piedras de la cumbre, M.Losa, VI-1932, MAF 51669. Urbión por Covalada, -30TWM14, 2000 m, P.Montserrat, 4-VII-1958, JACA 48858. Zorraquín, 1900 m, roca silíceo, A.Segura, 27-VII-1965, MA 327010. Cumbre del Urbión, -30TWM15, 2130 m, G.Navarro, VII-1985, MAF 124403. cumbre del Urbión, -30TWM15, G.Navarro, 21-VI-1981, MAF 124402. Macizo de Urbión, Pico Zorraquín, -30TWM15, G.Navarro, 10-VII-1983, MAF 124391. pico del Zorraquín, Santa Inés, -30TWM15, 1950 m, peñascos triturados en cresteríos de roca silíceo con *Deschampsia flexuosa*, P.Montserrat & L.Villar, 23-VIII-1972, SEV 69872, JACA 701872, MA 342802, SALA 24897.

ZARAGOZA: Añón, Sierra del Moncayo, circo N de Lobera, 30TWM9825, 1870 m, en la umbría de resaltes rocosos, M.L.Gil Zúñiga & J.A.Alejandro, 14-VII-1989, MA 485184. Añón, Sierra del Moncayo, circo N de Lobera, 30TWM9925, 1780 m, grietas de roquedos de la umbría, sustrato ácido, J.A.Alejandro, 21-VII-1989, MA 485191. Moncayo, -30TWM92, 900-1000 m, P.Canigüeral, VII-1947, BC 101194. Moncayo, 30TWM92, 2300 m, M.Gandoger, 25-VII-1895, MA 53020. Moncayo, circo de San Miguel, 30TWM9627, 2000 m, fisuras de esquistos, M.Luceño & P.Vargas, 1-VII-1986, MAF 135485. Moncayo, prope Ermita N<sup>a</sup> S<sup>a</sup> del Moncayo, -30TWM92, S.Rivas Goday & M.Madueño, 8-VI-1946, MAF 51796. Moncayo, rocas inmediatas al santuario, -30TWM92, 1620 m, hendiduras de las rocas, B.Vicioso, 4-VIII-1898, MA 53036. Sierra de Moncayo, -30TWM92, fisuras en la cumbre, H.Sainz, 2-V-1982, MAF 124390. Sierra de Moncayo, Lobera, 30TWM9825, 2070 m, en roquedos de la umbría, sustrato ácido, J.A.Alejandro, 27-VIII-1988, MAF 134133. Sierra del Moncayo, -30TWM92, S.Rivas Goday, 8-VI-1946, MAF 79130. Sierra del Moncayo, Añón, Lobera, 30TWM9825, 2070 m, en roquedos de la umbría, sustrato ácido, J.A.Alejandro, 27-VIII-1988, MA 468441. Sierra del Moncayo, Tarazona, Santuario del Moncayo, 30TWM9828, 1600-1640 m, gran glera derrumbamiento bajo roquedo umbroso,

J.A.Alejandro, 28-VIII-1988, MA 468550. Sierra del Moncayo, Tarazona, fondo del circo N del Moncayo, 30TWM9726, 2060 m, grietas y pequeñas repisas de contrafuertes rocosos, J.A.Alejandro, 28-VIII-1988, MA 468577. Tarazona, supra santuario Santi Gaudiosii, -30TWM92, 1800 m, in glareosis siliceis (*Thlaspetea*), A.Segura Zubizarreta, 17-VII-1974, MAF 96864.

## DISCUSION

El nombre *S. willkommiana* fue utilizado durante un tiempo, validándolo WILLKOMM (1893: 208) con posterioridad. Otros autores posteriores admitieron dicho rango específico (LAZARO 1896: 662, FUENTE & SANCHEZ 1988: 260, FERNANDEZ ARECES 1990: 369, FERNANDEZ ARECES & AL. 1993: 103), sin embargo algunos otros consideraron dicha planta como mera variedad de *S. pentadactylis* (ENGLER & IRMSCHER 1916: 393, CAMARA 1955: 298).

Nosotros -al igual que en WEBB & GORNALL (1989: 213) y WEBB (1993: 455)- aceptamos, basándonos en los estudios realizados a lo largo de la presente memoria doctoral, el rango subespecífico para esta planta. Por una parte no hemos sido capaces de ratificar algunos de los caracteres aportados por ciertos autores -como la ornamentación de las semillas (véase el apartado 2.3.2.1) o caracteres histológicos (véase el apartado 2.4.1.1.)- utilizados para justificar el rango específico. No obstante, hemos comprobado algún otro carácter para las poblaciones no pirenaicas, como es el número de divisiones (generalmente 1-3) de las hojas del pie de la inflorescencia (véase FERNANDEZ ARECES 1990: 369). Sin embargo, no se trata de un carácter muy consistente, por lo que las semejanzas morfológicas de las subespecies *willkommiana* y *pentadactylis* son muy evidentes.

Por lo que respecta a las poblaciones del Sistema Ibérico descritas como *S. caballeroi* Sennen, creemos que son referibles sin más a la subespecie que nos

ocupa. CAMARA (1955: 305) la consideró como una variedad de *S. pentadactylis* y algunos fitosociólogos (FUENTE 1986: 217, FUENTE & SANCHEZ MATA 1988: 254) reconocen tales poblaciones como una subespecie de *S. willkommiana*.

**11. *S. pentadactylis* subsp. *almanzorii* P. Vargas** in Anales Jard. Bot. Madrid 43(2): 457 (1987)

= *S. willkommiana* Boiss. ex Willk. subsp. *almanzorii* (P.Vargas) Rivas Mart., Fuente & Sánchez Mata in Lagasalia 15 (extra): 256 (1988)

= *S. orogredensis* Rivas Mart., Fuente & Sánchez Mata in Opusc. Bot. Pharm. Complut. 4: 123 (1988)

**Indicación locotípica:** "Ávila: Paredes Negras, Picos de Gredos, Hoyos del Espino, 30T UK085597, 1950 m, fisuras graníticas, leg. Luceño & Vargas, MA 343083".

**Iconografía:** VARGAS (1987a, figura 1); FUENTE GARCIA & SANCHEZ MATA (1988, figura 3).

**Material tipo:** "Luceño & Vargas" MA 343083 (holotipo !); **G, BM, K** (isótipos !).

**Descripción:** **Planta** densamente cespitosa, glabra, rígida, viscosa, con numerosas glándulas inmersas que le confieren olor balsámico en verano. **Hojas** de (7)16–20(35) x (4)8–12(16) mm, lámina en ocasiones difícilmente distinguible del pecíolo, de consistencia coriácea, que al envejecer tornan a amarillo pajizo y después a marrón. Lámina de contorno cuneado-flabelado, con 3–5(9) segmentos, de lineares a linear-elípticos, obtusos y con un surco fino sobre el nervio

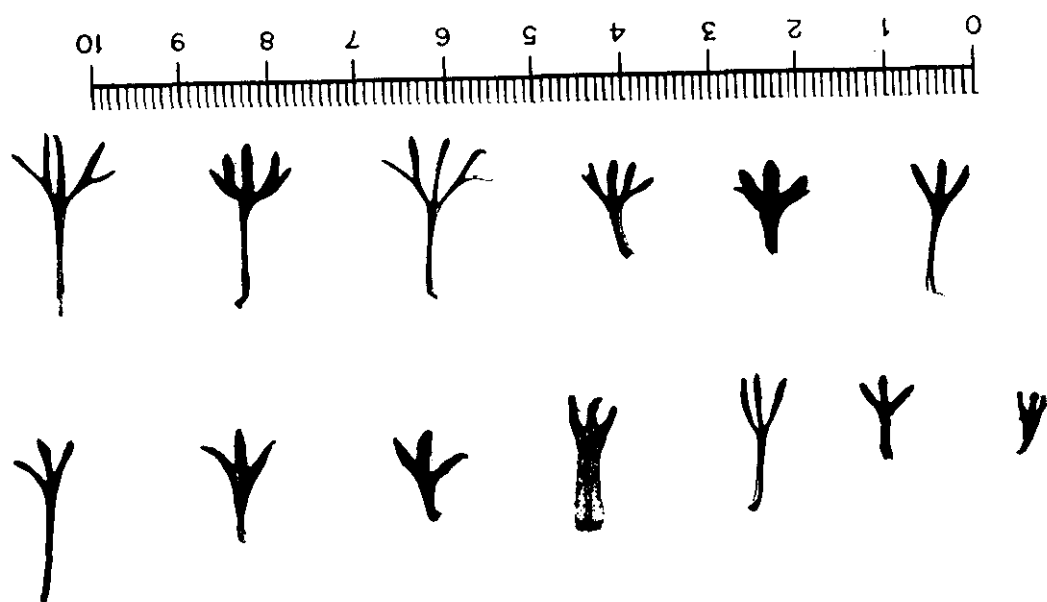
central; segmento central de (2)4–6(8) mm de longitud y de (0,3)0,5–1(1,5) de anchura en la parte media, generalmente indivisa; los laterales bífidos. Pecíolo de aproximadamente 1–2 mm de anchura en la parte media, 1–2 veces tan largo como la lámina, con un surco fino sobre el nervio. **Tallos floríferos** de hasta 15 cm, terminales, erectos, con (0)1–2(3) hojas indivisas o divididas en 3(5) segmentos. Pie de la inflorescencia de longitud generalmente menor o similar a ésta. **Inflorescencia** en panícula ovoidal o corimbiforme, compuesta por (3)6–15(25) flores; brácteas indivisas o divididas en 3 segmentos. **Flores** con hipanto y cáliz cubiertos de glándulas sésiles. Sépalos de 1,5–2,5 mm de longitud, linear-trianguulares o linear-ovados, obtusos. Pétalos de (2)3–4 x 1–2 mm, de longitud superior a 2 veces la anchura, linear-obovados, verde-amari-lentos con los nervios verdes. Cápsula globosa –en ocasiones ovoidal–. **Semillas** de 0,45–0,9 x 0,25–0,5 mm, con ornamentación compuesta únicamente por micropapilas homogéneamente distribuidas.

**Distribución:** endemismo de los Picos de Gredos (Sistema Central). Existe un mapa en FUENTE & SANCHEZ (1988: 261), confeccionado con diferente criterio taxonómico al adoptado por nosotros.

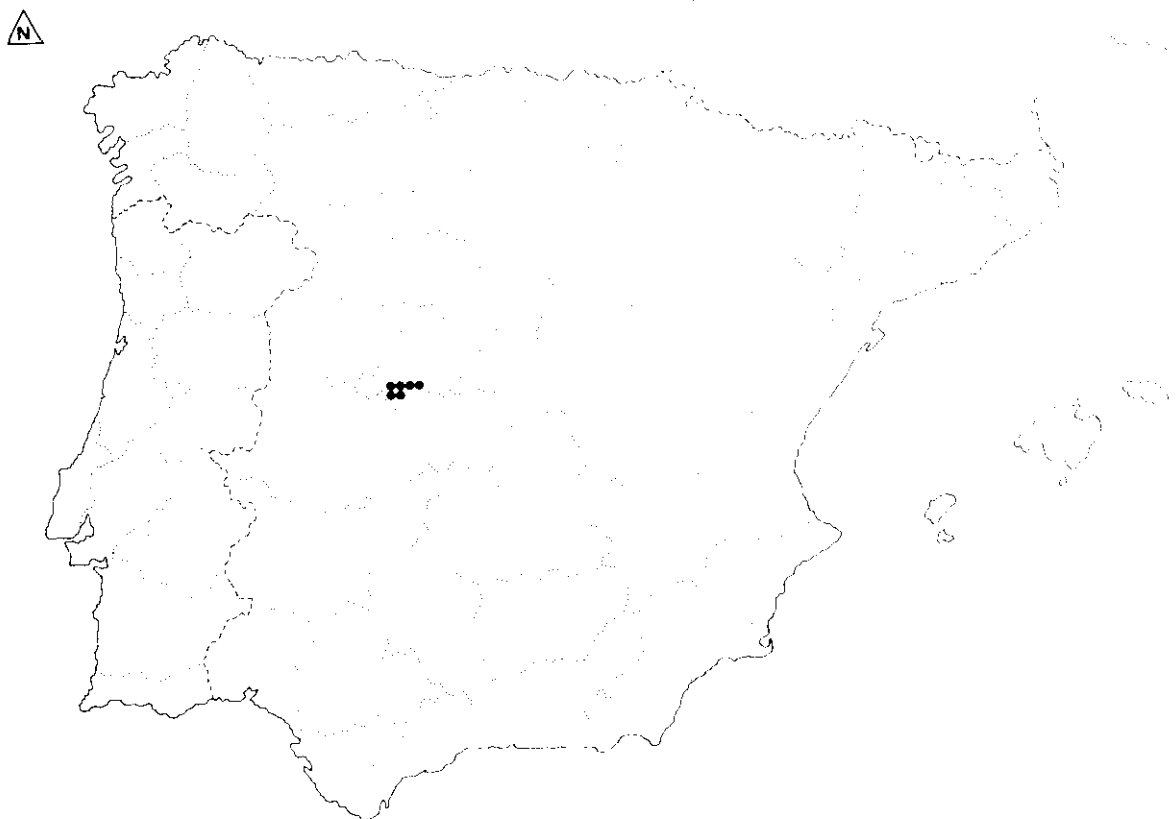
**Hábitat:** roquedos –y en ocasiones pedreras– silíceos entre 1800–2500 m.

**Material estudiado:**

ÁVILA: Circo de Gredos, 30TUK0759, 2100 m, roquedos, J.Baranda, E.Bayón, G.López & R.Morales, 27–VII–1982, 3366GF, MA 335532. Circo de Gredos, –30TUK05, suelo ácido granítico, J.A.Devesa, J.Pastor & S.Talavera, 27–VII–1978, SEV 39529, SALA 19482. Circo de Gredos, 30TUK05, 1800–2000 m, suelo ácido granítico, J.A.Devesa, J.Pastor & S.Talavera, 27–VII–1978, MA 424236.



Variabilidad foliar de *S. pentadactyls* subsp. *almanzorii* P.Vargas.



Distribución de *S. pentadactyls* subsp. *almanzorii* P.Vargas según el material estudiado.

**ABRIR CAPÍTULO 7 DISCUSION**

